

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento Fisiología (Fisiología Animal II)



**DINÁMICA DE POBLACIÓN Y VIABILIDAD DE LA
AVUTARDA COMÚN EN LA COMUNIDAD DE MADRID.**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

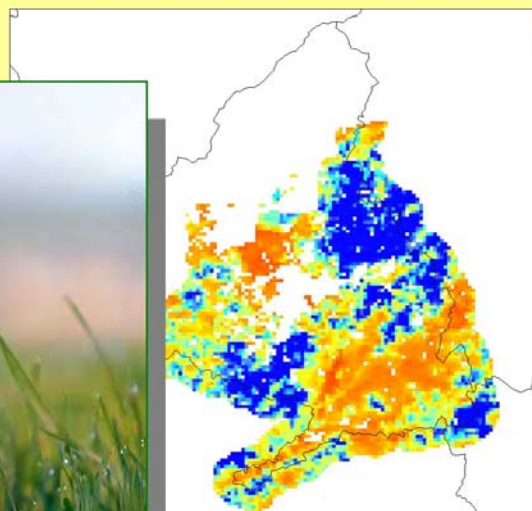
Beatriz Martín Morcuende

Bajo la dirección del doctor
Juan Carlos Alonso López

Madrid, 2008

- **ISBN: 978-84-692-1762-7**

***DINÁMICA DE POBLACIÓN Y
VIABILIDAD DE LA AVUTARDA COMÚN
EN LA COMUNIDAD DE MADRID***



***Beatriz Martín Morcuende
Tesis doctoral***



Departamento de Fisiología (Fisiología Animal II)
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid



Departamento de Ecología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales
Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Dinámica de población y viabilidad de la Avutarda Común en la Comunidad de Madrid

Memoria presentada por Beatriz Martín Morcuende
para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas

Dirección: Dr. Juan Carlos Alonso López
Profesor de Investigación
Museo Nacional de Ciencias Naturales

Madrid, mayo de 2008

Portada: Fotografía de hembra adulta (Daganzo, Madrid, 24 de abril de 2004;
© Carlos Palacín Moya) y Modelo de hábitat para la avutarda en la Comunidad de
Madrid

"Es especialmente duro predecir, sobre todo si se trata del futuro"

Niels Henrik David Bohr (1885-1962); físico danés, premio Nobel.

Índice de contenidos

Agradecimientos

Índice

Capítulo 1.

Introducción general.....	1
Marco teórico.....	3
Bibliografía.....	7

Capítulo 2.

Área de estudio general

Situación, Orografía e Hidrografía	13
Litología, Climatología, y Vegetación.....	14
Presencia humana.....	15

Capítulo 3.

Metodología general

El marcaje individual.....	17
Captura y marcaje de pollos.....	18
Captura y marcaje de individuos adultos.....	20
Localización de los individuos marcados.....	21
Censos.....	23
Software utilizado.....	23
Bibliografía.....	24

Capítulo 4.

Evolución demográfica de las poblaciones reproductoras de avutardas en la comunidad de Madrid y áreas limítrofes

INTRODUCCIÓN.....	29
ÁREA DE ESTUDIO.....	31
METODOLOGÍA.....	32
Metodología de censo.....	32
Delimitación de unidades demográficas.....	34
Análisis de datos.....	35
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	41
Evolución interanual de la metapoblación.....	41
Evolución interanual de las poblaciones locales.....	47

Tasas de crecimiento y densodependencia.....	66
Sincronía espacial.....	66
Situación actual de la metapoblación y perspectivas futuras.....	69
Distancia y dispersión.....	71
Tamaño del <i>lek</i> y dispersión.....	72
Efecto de la sincronía, el tamaño de <i>lek</i> y la dispersión en la dinámica de la dinámica de la metapoblación.....	75
Conclusiones finales.....	76
BIBLIOGRAFÍA.....	76

Capítulo 5.

Modelos de supervivencia. Identificación de principales causas de mortalidad

INTRODUCCIÓN.....	81
METODOLOGÍA.....	83
Hipótesis y predicciones.....	85
Selección del modelo y cálculo de las estimas de supervivencia.....	86
Tipos de modelos evaluados.....	89
Causas específicas de mortalidad.....	91
RESULTADOS.....	92
Supervivencia anual y efecto de la edad.....	92
Supervivencia juvenil durante el primer año de vida y densidad de coespecíficos.....	95
Supervivencia adulta.....	99
Causas específicas de mortalidad.....	102
DISCUSIÓN.....	103
Efecto de la edad.....	103
Efecto del sexo.....	105
Causas de mortalidad.....	106
Efecto de la densidad.....	107
Variabilidad temporal.....	108
Aplicabilidad de las tasas estimadas.....	109
BIBLIOGRAFÍA.....	109

Capítulo 6.

Estructura espacial de la metapoblación. Modelo predictivo de la abundancia de avutardas

INTRODUCCIÓN.....	115
METODOLOGÍA.....	117
Área de estudio y resolución espacial.....	118
Autocorrelación espacial.....	120
Variables explicativas.....	121
Análisis estadísticos.....	128
RESULTADOS.....	133
Análisis univariante.....	134
Modelos lineales generalizados.....	136

DISCUSIÓN.....	155
Modelos de abundancia frente a modelos de presencia.....	155
Variables seleccionadas.....	156
Atracción coespecífica.....	156
Variabilidad interanual y estacional del medio.....	157
Validez del modelo.....	159
Implicaciones para la conservación.....	159
BIBLIOGRAFÍA.....	160

Capítulo 7.

Análisis de viabilidad de la metapoblación de avutardas de la Comunidad de Madrid con RAMAS-GIS. Un modelo espacialmente explícito

INTRODUCCIÓN.....	169
METODOLOGÍA.....	171
Estructura espacial de la metapoblación.....	171
El modelo básico.....	172
Análisis de sensibilidad.....	179
Otros escenarios.....	184
Validación.....	188
Proyección temporal y número de iteraciones.....	189
Evaluación de los resultados.....	190
RESULTADOS.....	191
Estructura espacial de la metapoblación.....	181
Análisis de sensibilidad.....	198
Calibración y tasas de dispersión.....	202
Validación.....	205
Otros escenarios.....	206
DISCUSIÓN.....	216
Variación temporal en la estructura espacial de la metapoblación.....	217
Análisis de sensibilidad.....	219
Estocasticidad del sistema.....	221
Factores artificiales de mortalidad.....	222
Caza legal.....	223
Validación del modelo y atracción coespecífica.....	224
Recolonización.....	225
Incertidumbre en los parámetros y la estructura del modelo.....	225
BIBLIOGRAFÍA.....	227

Capítulo 8.

Análisis de viabilidad de la metapoblación de avutardas de la Comunidad de Madrid. Un modelo basado en individuos como sistema experimental

INTRODUCCIÓN.....	237
METODOLOGÍA.....	239
Escenario básico.....	241
Análisis de sensibilidad.....	247
Calibración del modelo.....	248
Validación.....	249
Otros escenarios.....	250
Proyección temporal y número de iteraciones.....	254
Evaluación de los resultados.....	254
RESULTADOS.....	255
Análisis de sensibilidad.....	256
Calibración de las tasas de dispersión.....	259
Otros escenarios.....	266
DISCUSIÓN.....	274
Validación del modelo.....	275
Análisis de sensibilidad.....	276
Factores artificiales de mortalidad.....	277
Variabilidad genética y endogamia.....	279
Atracción coespecífica.....	281
Efectos de Allee.....	283
Incertidumbre en los parámetros y en la estructura del modelo.....	284
BIBLIOGRAFÍA.....	284

Capítulo 9.

Resumen, conclusiones e implicaciones para la conservación

INTRODUCCIÓN.....	293
DEMOGRAFÍA DE LA METAPOBLACIÓN.....	293
MODELOS DE SUPERVIVENCIA.....	296
MODELOS DE HÁBITAT.....	297
MODELOS DE VIABILIDAD DE POBLACIONES.....	299
Evolución temporal de la estructura espacial de la metapoblación.....	299
Comparación de los resultados obtenidos en los análisis de viabilidad con diferentes programas.....	300
Comportamiento de la metapoblación simulada.....	305
Análisis de sensibilidad.....	306
Principales factores que afectan a la persistencia de las poblaciones.....	306
CONCLUSIONES FINALES.....	310
RECOMENDACIONES DE GESTIÓN DERIVADAS DEL TRABAJO.....	312
BIBLIOGRAFÍA.....	316

Agradecimientos

Aunque parezca un tópico, porque siempre se repite, esta Tesis habría sido imposible sin la colaboración de muchas personas. Esta afirmación es especialmente sincera en este caso, en el que el trabajo de Tesis doctoral ha requerido del análisis de una serie histórica de datos que abarca más de diez años de estudio. Al equipo en general le debo no sólo la contribución a la obtención de estos datos imprescindibles, sino una formación sólida y duradera en Biología de la Conservación.

Como no puede ser de otro modo, en primer lugar tengo que dar las gracias a mi director, por haber puesto a mi disposición numerosos recursos sin los que jamás habría sido posible llevar a buen término esta empresa. Gracias también a él por el aprendizaje recibido durante todos estos años.

Agradecer además a todos mis compañeros de alegrías y penas: algunos que me precedieron y que con su experiencia enriquecieron, no sólo esta tesis, sino mi propia experiencia personal, Carlos Martín, Carlos Palacín y Marina Magaña, y a otros que vinieron después, y que todavía siguen peleándose para llegar al mismo lugar, Carlos Ponce, Carolina Bravo. Gracias por el tiempo compartido, por las risas y por vuestro apoyo. También a todos los que me acompañaron y ayudaron con su entusiasmo y esfuerzo, aunque sólo fuera de manera temporal a su paso por el Museo: Luis Miguel Bautista, Pablo Sastre, Rubén Manzanedo, Alicia de la Hoz, Pablo Vergara, Iván de la Hera, y a otros muchos que yo no conocí personalmente, pero que participaron en la recogida de la larga serie de datos que forman parte de este trabajo.

Muchos de los datos empleados en este estudio, algunos recientes y otros no tanto, habrían sido imposibles de conseguir sin la aportación de Javier Alonso. Gracias a él, y a los pilotos y mandos del 42 Grupo del Ejército del Aire, se realizaron numerosos vuelos por la península para localizar avutardas “perdidas”. También fue Javier el que pasó largas horas de espera en un “hide” hasta conseguir atrapar a las desconfiadas avutardas, que fueron capturadas gracias a los permisos de marcaje concedidos desde la Comunidad de Madrid. Esta tesis no habría sido tampoco posible sin la financiación recibida desde el proyecto BOS2002-01543 de la Dirección General de Investigación del Ministerio de Ciencia y Tecnología. Además, los dos últimos censos incluidos en esta memoria corresponden a trabajos financiados por la Comunidad de Madrid. También fue la Comunidad de Madrid la que me permitió, a través de una beca predoctoral de Formación de Personal Investigador, desde 2002 hasta 2006, tener una dedicación total a esta tarea que ahora concluye.

Y por supuesto, gracias a todos los que han estado cerca de mí (amigos y familia) que aún sin entender muy bien el significado de todo esto, me animaron en todo momento, para que pudiera llegar a este punto (el punto y final) que sabían que tanto anhelaba. Mención especial a mis padres, que tuvieron que resignarse hace ya muchos años a tener una amante de los “bichos” en casa, a la que han sabido sufrir con paciencia.

¡Gracias a todos!



Capítulo 1

Introducción general

La Avutarda Común (*Otis tarda*) es un ave esteparia de gran tamaño y acusado dimorfismo sexual, de manera que aunque los machos de la especie pesan entre 10-15 kg, las hembras no suelen alcanzar más de 5kg de peso. Se trata de una especie que vive en terrenos llanos u ondulados, dedicados principalmente al cultivo extensivo de cereales de secano, desde la Península Ibérica y Marruecos hasta el Asia Oriental (Del Hoyo *et al.* 1996). Su sistema de apareamiento ha sido descrito tradicionalmente como de tipo *lek* (Gewalt 1959, Cramp & Simmons 1980, Johnsgard 1991, Del Hoyo *et al.* 1996, Morales 2000, Magaña 2007), ya que los machos se exhiben agregados en zonas concretas, denominadas arenas de exhibición (donde tienen lugar la mayoría de los emparejamientos) y, además, los individuos del sexo masculino no contribuyen al cuidado de las crías. Este sistema de apareamiento es de tipo poligínico, siendo el éxito reproductor muy desigual entre los machos. El término *lek* se ha aplicado, tanto al lugar donde se concentran y exhiben los machos, como al propio conjunto de machos agregados o, más ampliamente, al sistema de apareamiento de las especies formadoras de *leks* (Höglund & Alatalo 1995).

Se considera que las poblaciones de avutarda presentan una tendencia global decreciente (BirdLife International 2004a), debido a diversos procesos de reducción poblacional y extinción que han tenido lugar a lo largo del siglo XX, aunque en la Península Ibérica (que alberga el 60% de los efectivos mundiales) la tendencia es positiva en la actualidad (Palacín 2007). Sin embargo, esta reducción en el área ocupada por la especie aún persiste, tanto en la Península Ibérica como a escala mundial, observándose una concentración de individuos en áreas con hábitat de alta calidad. Por esta razón, la avutarda todavía debe permanecer catalogada como especie protegida y deben mantenerse los esfuerzos dedicados a su conservación (Alonso *et al.* 2003a, Alonso *et al.* 2005c, Palacín & Alonso *en prensa*).

Por eso, la avutarda es un ave “globalmente amenazada”, teniendo categoría de “vulnerable” a escala mundial (IUCN 2006), europea (BirdLife International 2004b) y en el ámbito nacional (Palacín *et al.* 2004b). Los marcados descensos demográficos que han experimentado muchas de sus poblaciones en las últimas décadas, aunque no se hayan identificado claramente sus causas, parecen deberse a la destrucción y fragmentación del hábitat por intensificación

de la agricultura y expansión de infraestructuras humanas (BirdLife International 2000, 2001).

La única población con posibilidades realistas de supervivencia a largo plazo es, actualmente, la española, con 23.000-26.000 individuos (Alonso *et al.* 2003a, Palacín 2007) de los 41.205-46.418 ejemplares que representan el total de la población mundial (Morales & Martín 2002, Alonso *et al.* 2005c, Palacín & Alonso 2007).

En España las regiones con mayor número de efectivos son Castilla y León, Extremadura y Castilla-La Mancha, albergando más del 90% de la población nacional. La cuarta región española en importancia por su número de avutardas es la Comunidad de Madrid, que presenta en la actualidad entorno a 1.300-1.400 avutardas distribuidas en 15 núcleos reproductores, localizados en el Este y Sur de la provincia (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003b, Alonso *et al.* 2005c, Alonso 2006), y otros dos situados en la vecina provincia de Guadalajara (que suponen unos 200 ejemplares más). El tamaño medio de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid constituye, aproximadamente, el 5% de la población española y el 2-3% de la población mundial (Alonso *et al.* 2003b). Estos números ponen de manifiesto el importante papel que juega la población madrileña de avutardas, tanto a nivel nacional como mundial, en la conservación de la especie (Alonso *et al.* 2003b). Actualmente, en nuestra Comunidad, la avutarda tiene categoría de "especie sensible a la alteración de su hábitat" (Catálogo Regional de Especies Protegidas, de acuerdo con la transposición de la Directiva 79/409/CEE).

Trabajos previos han mostrado que la avutarda puede ser extremadamente filopátrica y refractaria a la colonización de nuevas áreas debido a un marcado efecto de atracción coespecífica (Alonso *et al.* 2004) observado en algunas especies gregarias (Reed & Dobson 1993). Además, sólo una pequeña fracción de machos juveniles es responsable, fundamentalmente, del intercambio genético entre poblaciones vecinas de la especie (Alonso & Alonso 1992, Alonso *et al.* 1998, Martín *et al.* 2002, Martín *et al.* 2008).

Recientemente se ha detectado una incipiente tendencia a la disminución de efectivos en los grupos reproductores más pequeños y degradados, así como un crecimiento de los de mayor tamaño (Alonso *et al.* 2004). Esta dinámica podría significar un riesgo añadido para las poblaciones, al hacerlas más vulnerables frente a posibles fenómenos catastróficos que pudieren afectar a las avutardas en un futuro.

De acuerdo con el Libro Rojo de las Aves de España (Palacín *et al.* 2004), entre las principales amenazas y factores limitantes para la avutarda se encuentra la pérdida de hábitat, como consecuencia de la intensificación de la agricultura, la proliferación de infraestructuras y los cambios en los usos del suelo agrícola. Además, las colisiones con líneas eléctricas y alambradas, así



como la caza furtiva, son importantes fuentes de mortalidad en la especie. Las molestias humanas, las prácticas agrícolas no compatibles con las características biológicas y fenológicas de la especie, así como la depredación por perros sueltos o asilvestrados, representan también una amenaza real para las avutardas en la actualidad.

En la Comunidad de Madrid, la avutarda sufre la pérdida de su hábitat como consecuencia de la acción humana sobre el medio, fundamentalmente debido a la expansión urbanística y a otros cambios en el uso del suelo agrícola que habitan. Los diversos proyectos de infraestructuras ya realizados, iniciados recientemente o de inminente aprobación, amenazan la supervivencia de algunos de los grupos reproductores y acentúan la fragmentación del hábitat apropiado para la especie, tanto en época reproductora (Osborne *et al.* 2001) como durante la fase postreproductora de movimientos estacionales (Alonso *et al.* 2000, 2001, Palacín 2007). Por otra parte, la supervivencia de la población madrileña de avutardas se halla amenazada por posibles cambios en la política agraria que quizá tiendan a reducir significativamente la superficie actualmente dedicada a cultivo extensivo de cereal, debido a la tendencia a incrementar la rentabilidad de la producción agraria.

Marco teórico

Los conceptos sobre metapoblaciones se han hecho populares para analizar los efectos de la fragmentación del hábitat en poblaciones en las que la persistencia regional se mantiene por un balance entre las extinciones locales y las colonizaciones (Levins 1969, 1970; Hanski & Gilpin 1997). La pérdida de hábitat hace que en numerosos paisajes europeos, muchas especies persistan en pequeños parches de hábitat natural, incluidos en una matriz de suelo con uso agrícola, industrial o urbano no apropiado, lo que conduce a una fragmentación del paisaje.

La ecología de metapoblaciones es una simplificación de la ecología del paisaje que facilita la elaboración de teorías y guía los trabajos de campo, siendo una aproximación completamente aceptable en muchos casos. Esta aproximación es útil cuando se cumplen las siguientes asunciones (Hanski 1999):

- El espacio es discreto
- Las unidades espaciales discretas son lo suficientemente grandes y duraderas como para permitir poblaciones locales reproduciéndose, al menos, durante unas pocas generaciones
- Los procesos ecológicos tienen lugar a dos escalas: local y regional o de metapoblación. De este modo, hay que estudiar todas las poblaciones en

conjunto, porque las propiedades de la metapoblación no pueden derivarse de las de cada población por separado (Akçakaya, 2000).

Las avutardas en el área de estudio presentan una distribución fragmentada en parches discretos de hábitat idóneo (estepa cerealista de origen antrópico). Estos parches se mantienen de un año a otro debido a la heterogeneidad del hábitat y a una restricción en la capacidad colonizadora de la especie (fruto de la fidelidad a los lugares que ocupan año tras año, así como a la atracción coespecífica; Alonso *et al.* 2004). Esta atracción coespecífica parece ser la responsable de que existan áreas de hábitat adecuado sin ocupar por la especie (Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001), que constituirían parches vacíos potencialmente colonizables de acuerdo con la teoría de metapoblaciones. Entre los distintos parches hay un intercambio de individuos, fundamentalmente a través de la migración de machos jóvenes, de manera que las distintas poblaciones locales están conectadas, en mayor o en menor medida, entre sí.

La teoría clásica de metapoblaciones (Levins 1969) asume la existencia de poblaciones locales inestables, pero que permiten un equilibrio a escala regional o de la metapoblación. Para establecer si hay persistencia a nivel de metapoblación (tal y como la define Levins) se deben cumplir cuatro condiciones: 1) que haya poblaciones reproductoras discretas (es decir, que los parches alberguen poblaciones reproductoras locales); 2) que ninguna población, por sí sola, sea suficiente para asegurar la supervivencia a largo plazo (que todas las poblaciones tengan riesgo de extinción); 3) que no haya tanto aislamiento entre los parches que impida la recolonización; 4) que las dinámicas locales sean asincrónicas para que no pueda existir la extinción de todas las poblaciones al mismo tiempo. En nuestras poblaciones de estudio, existen algunos *leks* que no tienen riesgo inminente de extinción, y no se ha producido la extinción de ningún *lek* durante el período de estudio (aunque sí que se tiene constancia de la extinción de un *lek* en tiempos históricos en los términos municipales de Brunete y Navalcarnero, en el suroeste de Madrid). Tampoco se ha constatado la recolonización de ningún parche de hábitat adecuado vacío (Lane *et al.* 2001). Esta ausencia de recolonizaciones posiblemente se deba a la gran fidelidad de la especie por los lugares ya ocupados, a la atracción coespecífica antes mencionada y a la gran longevidad de la especie (puede llegar a alcanzar hasta casi 30 años en cautividad; Glutz *et al.* 1973). Por tanto, nuestras poblaciones no reúnen todos los requisitos necesarios para ser consideradas una metapoblación de acuerdo con la teoría de Levins (1969).

Sin embargo, las condiciones indiscutibles que deben presentar poblaciones espacialmente estructuradas para poder hablar de la existencia de una metapoblación son, según Hanski (1996), la existencia de ensamblajes entre estas poblaciones locales, que deben ser reproductivamente activas, de manera que una población local tiene efectos sobre las demás, incluyendo la posibilidad



de recolonización de las poblaciones en caso de que tenga lugar un suceso de extinción. De este modo, puede hablarse de “metapoblación” en un sentido menos estricto, como un grupo de poblaciones que ocupan un hábitat fragmentado discontinuo, y presentan un intercambio de individuos entre sí con frecuencia variable (Hanski 1991, 1998, Hanski & Simberloff 1997, Akçakaya 2000, Lacy 2000, Miller & Lacy 2003). Datos de movimientos y de haplotipos de ADN mitocondrial procedentes de individuos radiomarcados en el área de estudio demuestran que este intercambio entre poblaciones locales tiene lugar en nuestra especie principalmente a través de ejemplares del sexo masculino (Alonso & Alonso 1992, Alonso *et al.* 1998, Martín 2001, Martín *et al.* 2002). En esta Memoria nos referiremos al término “metapoblación” en este sentido más laxo, que es el que reúnen las poblaciones locales de estudio.

La Biología de la Conservación ha enfatizado el hecho de que la protección de las especies amenazadas no puede reducirse a conservar dichas especies y su hábitat, sino que hace falta también un análisis detallado de cuáles son los requerimientos de las especies y, en ocasiones, un manejo directo de las diferentes amenazas (Sillero-Zubiri & McDonald 1997). Por ello, la conservación de especies amenazadas requiere herramientas de manejo eficientes que proporcionen: 1) predicciones de trayectorias demográficas e identificación de posibles riesgos y 2) evaluación de métodos de manejo diseñados para contrarrestar el declive de las poblaciones.

Los Análisis de Viabilidad de las Poblaciones (*Population Viability Analysis*, PVA de acuerdo con sus siglas en inglés,) son una herramienta clave en los planes de conservación. En ellos se utilizan datos demográficos y de hábitat para dar valor a los parámetros de un modelo de poblaciones. Con estos modelos se proyectan las dinámicas de una especie y se estiman su tamaño de población y su estructura en el futuro para un paisaje dado (Schickzelle & Baguette 2004). Un PVA proporciona la metodología para estimar la probabilidad de que una población biológica persista a lo largo de un período de tiempo definido. Pero, desde una perspectiva más general, el PVA puede proporcionar una metodología para examinar qué factores son críticos para la persistencia de una población.

A pesar de las dificultades para obtener estimas válidas de los parámetros de entrada, de la incertidumbre sobre esos parámetros o sobre la estructura del modelo, e incluso de la dificultad de validar los modelos, se trata de una de las mejores herramientas disponibles como apoyo en la toma de decisiones a la hora de elaborar planes de conservación (Brook *et al.* 2000). Teniendo en cuenta que la biología de la conservación es una disciplina de “crisis” (al estar muchas especies bajo un riesgo inminente de extinción; Soulé 1985) y puesto que las decisiones deben tomarse rápidamente a pesar de que los datos sean incompletos, el uso de los PVA está claramente justificado.

Los PVA pueden utilizarse para diferentes aplicaciones (Lindenmayer & Lacy 2002). Una de las más importantes es, simplemente, su valor heurístico en sintetizar lo que se sabe y lo que no sobre las especies (Burgman *et al.* 1993) y, en consecuencia, identificar puntos clave para trabajos futuros (Lindenmayer *et al.* 1995). Otra de sus aplicaciones es la de ayudar a evaluar la efectividad relativa de diferentes estrategias de gestión, comparando las probabilidades de extinción que se derivan de ellas (Possingham *et al.* 2001).

Durante los últimos 18 años se ha estudiado, desde una perspectiva científica, la ecología y comportamiento de la avutarda en diferentes poblaciones ibéricas, lo que ha dado lugar a la publicación de diversos trabajos sobre dispersión juvenil (Alonso & Alonso 1992) y sus causas próximas y últimas (Alonso *et al.* 1998, Martín 1997, Martín 2001, Martín *et al.* 2008), movimientos estacionales de hembras y de machos (Alonso *et al.* 1995, Alonso & Alonso 1996, Alonso *et al.* 2000, Morales *et al.* 2000, Palacín 2007), la composición de la dieta (Lane *et al.* 1999), la dispersión juvenil y el cuidado parental (Martín 1997), la ecología reproductora de la especie (Morales 2000, Magaña 2007), la dispersión juvenil y la estructura genética de la población (Martín 2001, Martín *et al.* 2002), así como diversos trabajos que reflejan la evolución de los efectivos de distintas poblaciones españolas (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003a y b, Alonso *et al.* 2005a, Lane & Alonso 2001) y marroquíes (Alonso *et al.* 2005b). En la presente Memoria de tesis doctoral, se utilizará toda esta información adquirida sobre la biología y demografía de la especie, para hacer un estudio del comportamiento reciente y de la posible evolución futura de las poblaciones de avutarda de Madrid y áreas adyacentes, dentro el marco de la ecología de metapoblaciones (Hanski 1999). El objetivo último será utilizar bases científicas para establecer una estrategia de gestión adecuada de la avutarda en nuestra Comunidad Autónoma que sirva, además, para fomentar el mantenimiento de su hábitat, las estepas cerealistas.

Esta memoria de tesis consta de 9 capítulos. Los tres primeros atienden a una introducción general, una descripción del área de estudio, y a la exposición de los métodos generales utilizados a lo largo de todo el trabajo. En el capítulo 4 se identifican las poblaciones locales que integran la metapoblación de estudio y se describe la evolución demográfica de dichas poblaciones reproductoras, así como del conjunto total de la metapoblación, desde 1988 hasta la actualidad, revisando las publicaciones previas y completando la serie de datos con la información disponible de los censos más recientes. El capítulo 5 está dedicado al cálculo de tasas de supervivencia específicas para diferentes clases de edad y sexo, y a la identificación de principales causas de mortalidad a partir de datos procedentes de individuos radiomarcados, que serán de utilidad en los capítulos 7 y 8 posteriores. En el capítulo 6 se delimita la estructura espacial de la metapoblación de estudio, y se analizan los efectos de la pérdida de hábitat y



de la variabilidad temporal del medio en el hábitat idóneo para la especie. Los capítulos 7 y 8 corresponden a dos Modelos de Viabilidad de Poblaciones, utilizando el programa comercial RAMAS-GIS (Akçakaya 2005) y el software gratuito VORTEX (Lacy 1993, Miller & Lacy 2003), respectivamente. En ellos se desarrollan análisis de sensibilidad para determinar el impacto de los parámetros calculados sobre la persistencia de las poblaciones de estudio, se evalúan diferentes asunciones acerca de modelos de dispersión y de denso-dependencia, y se explora el efecto de posibles estrategias de gestión aplicadas al conjunto de las poblaciones locales. En el capítulo 9 se hace una síntesis de los resultados más importantes extraídos en los capítulos previos y se derivan conclusiones para la definición de medidas de gestión adecuadas para la conservación de la avutarda en la región.

BIBLIOGRAFÍA

- Akçakaya, H. R. 2000. Viability analyses with habitat-based metapopulation models. *Popul. Ecol.* 42: 45-53.
- Akçakaya, H. R. 2005. *RAMAS GIS: Linking Spatial Data with Population Viability Analysis (version 5.0)*. Applied Biomathematics. Setauket, Nueva York.
- Alonso, J. C. & Alonso, J. A. 1992. Male-biased dispersal in the great bustard *Otis tarda*. *Ornis Scand.* 23: 81-88.
- Alonso, J.A., Alonso, J.C., Martín, E. & Morales, M.B. 1995. *La Avutarda en la Reserva de Las Lagunas de Villafáfila*. Instituto de Estudios Zamoranos Florián de Ocampo (CSIC), Diputación de Zamora y Fundación para la Ecología y la Protección del Medio Ambiente. Zamora.
- Alonso, J.C. & Alonso, J.A. 1996. The Great Bustard *Otis tarda* in Spain: present status, recent trends and an evaluation of earlier censuses. *Biol. Conserv.* 77: 79-86.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Martín, E. & Morales, M. B. 1998. Proximate and ultimate causes of natal dispersal in the Great Bustard. *Behav. Ecol.* 9: 243-252.
- Alonso, J. C., Morales, M. B. & Alonso, J. A. 2000. Partial migration, lek fidelity and nesting area fidelity in female great bustards *Otis tarda*. *The Condor* 102: 127-136.
- Alonso, J. A., C. A. Martín, J. C. Alonso, M.B. Morales & S. J. Lane. 2001. Seasonal movements of male great bustards (*Otis tarda*) in central Spain. *Journal of Field Ornithology* 72 (4): 504-508.

- Alonso, J. C., Palacín, C. & Martín, C. A. 2003a. Status and recent trends of the Great Bustard (*Otis tarda*) population in the Iberian peninsula. *Biol. Cons.* 110: 185-195.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2003b. Distribution, size and recent trends of the Great Bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola* 50(1): 21-29.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. & Lane, S. 2004. Distribution dynamics of great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biod. Conserv.* 00: 1-16.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Martín, B. & Magaña, M. 2005a. The Great Bustard *Otis tarda* in Andalucía, Southern Spain: status, distribution and trends. *Ardeola* 52(1): 67-78.
- Alonso, J. C., Palacín, C., Martín, C. A., Mouati, N., Arhzaf, Z. L. & Azizi, D. 2005b. The Great Bustard *Otis tarda* in Morocco: a re-evaluation of its status based on recent survey results. *Ardeola* 52 (1): 79-90.
- Alonso, J. C., Palacín, C. & Martín, C. A. (eds.) 2005c. *La Avutarda Común en la Península Ibérica: población actual y método de censo*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Alonso, J. C. 2006. La población de avutardas de la Comunidad de Madrid: censo de individuos reproductores y productividad en el año 2006. Informe inédito para la Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid.
- BirdLife International. 2000. *Threatened birds of the world*. Barcelona and Cambridge, UK: Lynx Edicions and BirdLife International.
- BirdLife International. 2001. *Threatened birds of Asia: the BirdLife International Red Data Book*. BirdLife International. Cambridge.
- BirdLife International. 2004a. *Threatened Birds of the World 2004*. CD-ROM. BirdLife International. Cambridge.
- BirdLife International. 2004b. *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. BirdLife Conservation Series 12. Cambridge.



- BirdLife International. 2007. Species factsheet: *Otis tarda*. Descargado en <http://www.birdlife.org> el 21/8/2007. Brook, B. W., O'Grady, J. J. Chapman, A. P. *et al.* 2000. Predictive accuracy of population viability analysis en conservation biology. *Nature* 404: 385-387.
- Burgman, M., Ferson, S., Akçakaya, H. R. 1993. *Risk Assessment in Conservation Biology*. Chapman and Hall. New York.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (eds.). 1980. *The Birds of the Western Palearctic*, vol.2. Oxford University Press. London.
- Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. 1996. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 3. Lynx. Barcelona.
- Gewalt, W. 1959. *Die Grosstrappe*. Neue Brehm Bücherei. Wittenberg-Lutherstadt.
- Glutz, U.N., Bauer, K.M. & Bezzel, E. 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 5. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt a. M.
- Hanski, I. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3-16.
- Hanski, I. 1996. Metapopulation ecology. En: Rhodes, Q. E, Jr., R. K. Cheser y M. H. Smith (eds.). *Population dynamics in ecological space and time*: 13-43. University of Chicago Press. Chicago.
- Hanski, I. & Gilpin, M. E. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press. San Diego.
- Hanski I. y D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: Hanski, I. & M. E. Gilpin (eds.). *Metapopulation biology, ecology, genetics, and evolution*: 5-26. Academic Press, San Diego.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford Univ. Press.
- Höglund, J. & Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press. Princeton.
- IUCN (2006) 2006 IUCN Red List of Threatened Species. <Http://www.redlist.org> Descargado el 21 de agosto de 2007.

- Johnsgard, P.A. 1991. *Bustards, Hemipodes and Sandgrouse. Birds of Dry Places*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Lacy, R.C. 1993. VORTEX: A computer simulation model for Population Viability Analysis. *Wildlife Research* 20: 45-65.
- Lacy, R. C. 2000. Considering threats to the viability of small populations using individual-based models. *Ecol. Bull.* 48: 39-51.
- Lane, S.J., Alonso, J.C., Alonso, J.A. & Naveso, M.A. 1999. Seasonal changes in diet and diet selection of great bustards in north-west Spain. *J. Zool.* 247: 201-214.
- Lane, S. J. & Alonso, J. C. 2001. Status and extinction probabilities of great bustard (*Otis tarda*) leks in Andalucía, southern Spain. *Biodiversity and Conservation* 10(6): 893-910.
- Lane, S.J., Alonso, J.C. & Martín, C.A. 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology* 38: 193-203.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15: 237-240
- Levins, R. 1970. Extinction. En Gerstenhaber, M. (eds.). *Some mathematical problems in biology*: 75-107. American Mathematical Society. Providence.
- Lindenmayer, D. B., Burgman, M. A., Akçakaya, H.R., Lacy, R. C. & Possingham, H. P. 1995. A review of three models for metapopulation viability analysis -ALEX, RAMAS/Space and VORTEX. *Ecological Modelling* 82: 161-174.
- Lindenmayer, D. B. & Lacy, R. C. 2002. Small mammals, habitat patches and PVA models: a field test of model predictive ability. *Biol. Cons.* 103: 247-265.
- Magaña, M. 2007. *Comportamiento reproductivo de la Avutarda Común*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Martín, E. 1997. *Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.



- Martín, C. A. 2001. *Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Pitra, C. & Lieckfeldt, D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. *Proceedings Royal Society London B* 269: 119-125.
- Martín, C.A., Alonso, J.C., Alonso, J.A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2008. Natal dispersal in great bustards: the effect of sex, local population size and spatial isolation. *Journal of Animal Ecology* 77: 326-334.
- Morales, M.B. 2000. *Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Morales, M.B., Alonso, J.C., Alonso, J.A. & Martín, E. 2000. Migration patterns in male Great Bustards (*Otis tarda*). *The Auk* 117 (2): 493-498.
- Morales, M.B. & Martín, C.A. 2002. Great Bustard. *BWP Update, The Journal of the Birds of the Western Palearctic*, Vol. 4, No 3, 217-232. Oxford University Press.
- Miller, P. S. & Lacy, R. C. 2003. *VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9 User's Manual*. Apple Valley, MN: Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN).
- Osborne, P. E., Alonso, J. C. & Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use by great bustards in central Spain using GIS and remote sensing. *Journal of Applied Ecology* 38: 458-471.
- Palacín, C., Alonso, J.C., Martín, C.A., Alonso, J.A., Magaña, M. & Martín, M. 2004. Avutarda Común (*Otis tarda*). En A. Madroño, C. González & J.C. Atienza (eds.): *Libro Rojo de las Aves de España*: 209-213. SEO/BirdLife-Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Palacín, C. 2007. Comportamiento migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.

- Palacín, C. & Alonso, J.C. En prensa. An updated estimate of the world status and population trends of the great bustard *Otis tarda*. *Ardeola*.
- Possingham, H. P., Lindenmayer, D. B. & McCarthy, M. A. 2001. Population Viability Analysis. *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 4.: 831-843. Academic Press. New York.
- Reed, M. J. y A. P. Dobson, 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *TREE* 8: 253-256.
- Sillero-Zubiri, C. & Macdonald, D. W. And the IUCN/SSC Canid Specialist Group. 1997. *The Ethiopian Wolf - Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Soulé, M. E. 1985. What is conservation biology? *Bio-Science* 35: 727-734.
- Schtickzelle, N & Baguette, M. 2004. Metapopulation viability analysis of the bog fritillary butterfly using RAMAS/GIS. *Oikos* 104: 277-290.
- Viada, C. (ed.). 1998. *Áreas Importantes para las Aves en España*. 2ª edición revisada y ampliada. Monografía nº 5. SEO/BirdLife. Madrid.



Capítulo 2

Área de estudio general

Situación

Madrid es una Comunidad Autónoma uniprovincial, situada en el centro geográfico de la Península Ibérica (entre los 40° y 41° de latitud Norte). Se trata de la duodécima Comunidad española en extensión, con 8.028 km². Por el norte y el oeste limita con la Comunidad de Castilla y León, mientras que al este y sur lo hace con la de Castilla La Mancha. Sus límites provinciales son Cuenca y Toledo en el sur, mientras que por el norte coinciden con Madrid las provincias de Segovia y Guadalajara. En su parte occidental limita con las provincias de Ávila y de Segovia, y en su lado oriental, lo hace de nuevo con Guadalajara.

Orografía

La Comunidad de Madrid se extiende desde el Sistema Central hasta el valle del Tajo, en una extensa y constante pendiente. Su parte norte está formada por sierras alineadas en dirección noreste-suroeste. En este extremo septentrional se sitúan las sierras de Somosierra y Guadarrama, con el pico más alto de la región: Peñalara (2.430 m). Los puertos de Guadarrama, Navacerrada y Somosierra, entre otros, comunican la región con la submeseta Norte. El territorio de la Comunidad de Madrid está situado en su mayor parte en la submeseta Sur. En ella destaca la Depresión del Tajo (campiñas, páramos y vegas) que ocupa las partes surorientales de la provincia, con relieves llanos o ligeramente ondulados, y una altitud media en torno a los 600 m s.n.m., encontrándose la altitud mínima en el cauce del río Alberche, en Villa del Prado, a 430 m.

Hidrografía

Los ríos de la Comunidad de Madrid pertenecen a la vertiente atlántica. Casi todos nacen en las sierras situadas al norte, y llevan dirección norte-sur, siendo afluentes del río Tajo. Entre estos afluentes del Tajo destacan los ríos Jarama, Guadarrama y Alberche.

Litología

En relación a su litología, en la Sierra predominan el granito y el gneis, mientras que en la Depresión del Tajo encontramos tres zonas de diferente composición: los páramos (calizas, arcillas, yesos, margas, etc.); las campiñas (arenas, margas arenosas, margas yesíferas y arcillas); y las vegas (arenas, gravas y limos). La zona de transición se compone, fundamentalmente, de arcillas, arenas, margas y otros materiales detríticos.

Climatología

Las dos zonas, la de la Sierra y la Depresión del Tajo, están también claramente diferenciadas por su clima. La parte montañosa presenta inviernos fríos (temperaturas con valores promedio de 0°C en enero) y veranos suaves (17°C en julio). El resto de la región posee un clima mediterráneo continentalizado, propio de la meseta castellana, con una temperatura cuyo promedio anual es de 14°C, con inviernos relativamente fríos y veranos calurosos, con máximas elevadas (temperatura promedio del mes más cálido entre 24°C y 25°C). Las lluvias son escasas, a excepción de las zonas montañosas, en las que hay abundantes nieves en invierno. Mientras que la zona de la Sierra presenta precipitaciones anuales, en general, superiores a los 700 mm., en la Depresión del Tajo el clima es bastante más seco, con menos de 500 mm anuales de precipitación.

Vegetación

La vegetación está directamente relacionada con la litología y con la climatología. Por eso, en la Comunidad de Madrid la vegetación en la Sierra y en la Depresión del Tajo son también muy diferentes. En la Depresión (que es donde pueden encontrarse avutardas en nuestra Comunidad) predominan como vegetación potencial los encinares continentales basófilos (de *Quercus ilex* sbsp. *ballota*), cuya degradación da lugar a retamares y aulagares-tomillares, dominados por la aulaga común (*Genista scorpius*) y el tomillo vulgar (*Thymus vulgaris*), que alternan con formaciones de quejigo (*Quercus faginea*) en los suelos más frescos y profundos, y con la vegetación de ribera (álamos negros *Populus nigra*, olmos *Ulmus minor*, sauces *Salix* spp. y tarajes *Tamarix* spp.) asociada a los cursos de agua. En el sur de la Depresión, el carácter yesífero del sustrato y la escasa pluviometría dan lugar a una vegetación de tipo semiárido, con especies como *Artemisia herba-alba*, *Gypsophila struthium* o *Helianthemum squamatum*, destacando la presencia de la atocha (*Stipa tenacissima*) y la coscoja (*Quercus coccifera*).



Presencia humana

Población

La población de la Comunidad de Madrid era en 1930 de 1.383.951 habitantes; en 1950 pasó a 1.926.311 habitantes y en 1970, en sólo veinte años, había crecido ya hasta los 3.792.561 habitantes. En la actualidad (datos del año 2005) su población asciende a los 5.964.143 habitantes (INE 2006). El vertiginoso crecimiento observado ha sido debido, fundamentalmente, a la ola inmigratoria que se ha producido durante las cuatro últimas décadas. Sin embargo, la población se distribuye en el territorio de forma muy desigual, de manera que hay una gran concentración en la capital y su área metropolitana, en la que viven entorno al 92% de los habitantes de la Comunidad. Por otra parte, la densidad de población existente en Madrid es de 627 habitantes por km², la más alta de España.

Usos del suelo

La Comunidad de Madrid ha sido una región intensamente explotada, lo que ha provocado la deforestación en buena parte de ella. El uso tradicional del suelo en la zona de la Depresión del Tajo es la agricultura extensiva de secano, con cultivos, principalmente, de trigo (*Triticum aestivum*), cebada (*Hordeum vulgare*) y, en menor medida, avena (*Avena sativa*), así como otros cultivos mucho menos extendidos de leguminosas (veza *Vicia sativa* y yeros *Vicia ervilia*), viñedos (*Vitis vinifera*) y olivares (*Olea europaea*). Este aprovechamiento agrícola suele compatibilizarse con explotaciones extensivas de ganado ovino. Los usos tradicionales del suelo han dado lugar a paisajes de tipo agroestepario (estepas cerealistas), que son las que ocupa actualmente la avutarda en nuestra Comunidad y en provincias adyacentes de Castilla La Mancha (Cuenca, Guadalajara y Toledo).

Fragmentación

La alta densidad humana en Madrid implica un elevado número de infraestructuras (autopistas y carreteras, líneas eléctricas, vías férreas, vertederos, extracciones de áridos...) y una tendencia a la urbanización de las áreas que aún tienen un carácter rural, especialmente de aquellas más próximas a la capital, que contribuyen a fragmentar los hábitats naturales o semi-naturales existentes aún en la región. Esta tendencia a la fragmentación del paisaje agroestepario incide, directa y negativamente, sobre la conservación de la avutarda y otras aves esteparias (sisón común *Tetrax tetrax*, alcaraván común *Burhinus oedicnemus*, ganga ortega *Pterocles orientalis* y ganga ibérica *Pterocles alchata*, cernícalo primilla *Falco naumanni*, aguiluchos cenizo *Circus pygargus* y pálido *Circus cyaneus*) que coexisten con la avutarda en estos medios agroesteparios de la región.



Capítulo 3

Metodología general

Los datos necesarios para la elaboración de esta memoria han sido obtenidos, fundamentalmente, de dos fuentes diferentes: el marcaje individual y seguimiento de los ejemplares a través de radiotelemetría, y los censos estacionales de las poblaciones. Aunque en cada capítulo particular de la presente Memoria se describirá la metodología específica correspondiente a cada uno de ellos, en el actual capítulo, se detalla el modo en el que se realizaron los censos, el marcaje y el seguimiento de los ejemplares marcados.

El marcaje y seguimiento por radiotelemetría de los individuos ha aportado una valiosa información acerca de la dispersión juvenil, natal y estacional en la especie (Alonso & Alonso 1992, Alonso *et al.* 1995, Alonso & Alonso 1996, Alonso *et al.* 1998, Alonso *et al.* 2000, Morales *et al.* 2000, Palacín 2007). Además, los contactos radiotelemétricos también han sido de gran utilidad en la estima precisa de tasas de supervivencia en la avutarda dentro del área de estudio (Martín *et al.* 2007; capítulo 5 de la presente memoria). Por otra parte, los censos realizados han proporcionado los datos necesarios para el estudio de las tendencias demográficas de la población, y para las estimas de la mayoría de parámetros demográficos (Alonso & Alonso 1990) con los que se han alimentado los modelos para el Análisis de la Viabilidad de las Poblaciones realizados en los capítulos 7 y 8 de esta Memoria. Ambos tipos de datos espaciales (localizaciones radiotelemétricas y contactos de individuos durante el censo) han sido también empleados en la delimitación de la estructura espacial de la metapoblación que se describe en el capítulo 6 de este trabajo.

El marcaje individual

El marcaje individual es un método fundamental en el estudio del comportamiento animal (movimientos dispersivos y de migración, comportamiento social: Bub & Oelke 1985, Bub 1991). Por otra parte, la evaluación del riesgo a que están sometidas las poblaciones de algunos grandes vertebrados también ha sido posible en el marco de la teoría del marcaje-recaptura (Burnham *et al.* 1993, Anderson *et al.* 1995). Además, los Análisis de Viabilidad de Poblaciones deben apoyarse en estimas de las tasas vitales de la población y, a menudo, dichas estimas sólo pueden derivarse del estudio de

animales marcados (White & Burnham 1999).

Uno de los métodos de marcaje que permiten diferenciar a los individuos en el campo es el de las placas alares (Anderson 1963, Maticen 1966, Parry 1967, Southern 1971, Blackman 1973, Morgenweck & Marshall 1977). Este sistema se ha elegido como el más apropiado en el caso de la especie de estudio aquí tratada, puesto que la avutarda es un ave fundamentalmente cursora, de gran tamaño, habitante de zonas abiertas y, por tanto, fácilmente visible a distancia. El tipo de radioemisor más idóneo dependerá de las características de la especie objeto de estudio, de manera que se asegure una óptima calidad de recepción y, sobre todo, la durabilidad suficiente para cubrir las necesidades y objetivos previstos en el estudio. Alonso *et al.* (1996a) y Martín (1997) revisan extensivamente los tipos de emisores, y sus correspondientes sistemas de sujeción, que mejor se ajustan a las características de la avutarda en función del sexo y la edad de los individuos.

Aunque diversos autores han mostrado que el marcaje puede suponer incrementos en las tasas de mortalidad, o modificar el comportamiento de los animales, restringir su movilidad o alterar sus condiciones físicas (Hessler *et al.* 1970, Greenwood & Sargeant 1973, Craighead & Dunstan 1976, Lance & Watson 1977, Snyder 1985, Small & Rusch 1985, Perkins 1988), en el estudio llevado a cabo en la Reserva Nacional de Caza de las Lagunas de Villafáfila (Martín 1997) no se encontraron diferencias entre la mortalidad poblacional y la de los individuos marcados, mostrando así la idoneidad del método de captura y marcaje que se describe a continuación, y que fue el empleado para la obtención de los datos utilizados en este trabajo.

Captura y marcaje de pollos

Desde 1995 hasta 2004, durante la segunda quincena de julio y primera de agosto (cuando los pollos de avutarda aún se encuentran en pleno período de dependencia materna), se marcó un total de 324 pollos de avutarda. El procedimiento de captura consistió en la localización de las familias desde puntos prominentes del terreno, persiguiéndolas hasta conseguir que los pollos se separasen de sus madres y se ocultasen entre la vegetación, donde, gracias a su plumaje críptico, intentan pasar desapercibidos. Después de ser capturados a mano y marcados, los pollos fueron puestos en libertad en la zona original donde la familia fue descubierta. En todos los casos se pudo comprobar que se reunían de nuevo con sus madres, por lo general inmediatamente después de su liberación, y en ningún caso se observó rechazo o abandono de los pollos por parte de la madre (Martín 2001).



Sólo se marcaron con placas alares y radioemisores aquellos individuos que superaron el kilo de peso (151 machos y 146 hembras). Cuando el animal capturado presentaba un peso inferior al kilo era liberado sin marcar. Un total de 20 hembras y 7 machos fueron marcados únicamente con emisor porque su peso, aún siendo superior al kilo, se consideró como insuficiente para la aplicación de las placas alares. El peso medio de los individuos marcados fue de 1.820g.

Las placas alares se fabricaron usando plástico rígido (Gravoply), de diferentes colores, en el que se grabaron diferentes diseños que permitieran la identificación individual a través del avistamiento del ejemplar con la óptica adecuada (telescopio de 20-60x; Ena *et al.* 1985, Hellmich 1991, Alonso *et al.* 1996a). El tamaño de la marca fue de 90x65 mm (aunque en los dos últimos años de estudio se redujeron sus dimensiones a 85x60mm), con los ángulos superiores cortados, de forma que quedara una solapa central en la parte superior de la marca, en la cual se perforó un orificio para pasar a su través un remache de ganadería (Allflex) que sujetara la placa al patagio del ala del ave. Cada marca presentaba un grosor 1,5 mm y un peso aproximado, incluyendo el remache, de 12g. Las marcas se sujetaron al patagio mediante tenazas especiales, evitando vasos sanguíneos, tendones y músculos, y desinfectando la zona de perforación, antes y después, con alcohol y "cloranfenicol", respectivamente. A cada individuo se le colocaron dos marcas con igual diseño, una en cada ala, para permitir la posterior identificación. Las marcas se taparon con una fina capa de papel con un diseño marrón claro y negro, imitando el del plumaje, que permanece adherido a las marcas durante unos días, para evitar la fácil localización por parte de depredadores en los días inmediatamente posteriores al marcaje, y que se desprendían después a consecuencia del roce con la vegetación o la lluvia. La observación de los ejemplares tras el marcaje mostró que las placas no provocaban molestias a las aves.

Se emplearon emisores de radio de la marca Biotrack, Reino Unido, (con excepción de cuatro emisores vía satélite, de Microwave, USA) cuyo peso representaba entre el 1,5 y el 4% del peso total del ave en el momento de su captura. Debido al gran dimorfismo sexual en tamaño de la especie, se utilizaron diferentes métodos de sujeción de dichos emisores, con el fin de minimizar las posibles consecuencias negativas sobre el crecimiento de los pollos. En todos los machos, y en aquellas hembras que en el momento de la captura estaban muy desarrolladas, se empleó el sistema de arnés. En este caso el emisor se fija al dorso del animal mediante unos tirantes de cinta elástica, que al cruzarse bajo el pecho impiden que se desplace durante el vuelo. La antena queda en una disposición óptima para la emisión, tanto en vuelo como cuando el animal se desplaza andando o permanece echado en el suelo (Heinrich *et al.* 1994, Frumkin 1993, Ferrer 1990, Kenward 1980). En algunas hembras, sobre todo en aquellas que en el momento de la captura presentaron un peso más

bajo, se utilizó el sistema conocido como “poncho” o “collar”. En este tipo de sujeción el emisor queda suspendido del cuello del ave, y la antena se dispone dirigida hacia arriba y hacia atrás, para optimizar la emisión de la señal. La aplicación del poncho en el campo presenta la ventaja de su simplicidad, siendo el procedimiento que menos tiempo de manejo requiere (Fisher *et al.* 1993, Small *et al.* 1993, Wilson *et al.* 1992, Perkins 1988, Amstrup 1980).

Los emisores vía satélite incorporaron, a su vez, un pequeño emisor VHF para facilitar su seguimiento manual, además del de vía satélite. Estos radioemisores tenían programada una periodicidad semanal, aunque como consecuencia de un fallo de construcción, debido a la instalación de un componente defectuoso, finalmente no sirvieron para localizar las avutardas, utilizándose en su lugar el emisor VHF adjunto.

El peso total del emisor más su arnés correspondiente no superó el 3-5% del peso total del ave (Kenward 2001).

Captura y marcaje de individuos adultos

Se marcaron machos adultos en el área de estudio en los meses de febrero a abril de los años 1998 a 2004, y hembras en los meses de diciembre, y enero a abril de 1999 a 2004. Como los individuos adultos suelen estar segregados en bandos constituidos únicamente por individuos de un solo sexo, se realizaron campañas de marcaje para machos y campañas de marcaje de hembras. Se marcaron machos adultos en el área de estudio en el mes de febrero de los años 1998 a 2000, y durante el mes de abril de 2002 a 2004. Durante los meses de diciembre de 1999 y 2001, enero de 2000 y 2001, y abril de 2001 a 2004, se completaron las campañas de marcaje de hembras.

Para la captura de ejemplares adultos se emplearon redes de cohetes. Dichos cohetes son proyectiles no aerodinámicos, constituidos por un cilindro hueco achatado en su extremo anterior, una larga barra de acero que cumple la función de aleta estabilizadora en su extremo posterior (al actuar como contrapeso) y unas toberas de escape en la base. Los cohetes utilizados fueron del modelo llamado “de impulso”, fabricados en España a imitación de los cohetes WMI (Wildlife Materials, Inc.), de origen norteamericano y cuyas características técnicas concretas pueden consultarse en los catálogos de dicha compañía. Dichos cohetes son conectados a la red mediante cuerdas de choque, y son propulsados por explosivos de clase B, alojados en su interior e inflamados por iniciadores eléctricos (Dill 1969, U. S. Fish & Wildlife Service Transmittal Sheet 1987).



La red empleada en la captura fue de *nylon*, de diseño propio, y presentaba unas dimensiones de 50x20 m, con una malla de 10 cm, que se fabricó por encargo en España. Para la propulsión de la red se utilizaron 9 cohetes.

Con el fin de minimizar el estrés al que estaban sujetas las aves durante el proceso de captura y marcaje, y para evitar que se dañaran en sus intentos por escapar, inmediatamente después de ser liberadas de la red eran provistas de capuchas de cetrería (que les impedía la visibilidad) y chalecos sujetos con velcro para inmovilizarlas.

El sistema de placas utilizado con las hembras fue el mismo descrito anteriormente para el marcaje de los pollos. En el caso de los adultos, tanto hembras como machos, todos los emisores se fijaron a las aves mediante el sistema de arnés que también se detalla en el apartado previo. Debido al mayor estrés que sufren los machos adultos durante la captura en comparación con hembras y jóvenes, se minimizó el tiempo de manejo durante el marcaje, incorporando la placa identificadora al propio emisor, con el diseño visible a ambos lados, unida al dorso del radioemisor mediante resina *epoxi*. De este modo, el marcaje se reducía únicamente a la colocación del emisor, ya que la placa se montaba con anterioridad (Morales, 2000). En el caso de jóvenes y hembras, los emisores contenían dos baterías (para conseguir que fueran más ligeros, puesto que pollos y hembras presentan menor peso), y hasta tres baterías en el caso de los machos adultos, con el fin de lograr una mayor duración del emisor.

Localización de los individuos marcados

Equipo de recepción

Los equipos de recepción utilizados fueron de la marca Telonics (TR 2, con escáner TS-1), ambos alimentados mediante baterías recargables de NiCd o alcalinas, conectados mediante cables coaxiales a antenas direccionales, de tipo yagi, de dos elementos (Telonics).

Localización por tierra

Tras el marcaje se iniciaron los controles de todos los individuos, con una periodicidad mensual mínima. Para la localización de la señal emitida por los radioemisores se utilizaron puntos elevados del terreno, tales como vértices geodésicos u otras zonas que presentaran una altitud superior con respecto a las áreas circundantes, ya que permiten una mayor distancia de recepción (Cochram & Ior 1963, Kenward 1980, White & Garrot 1990). Siempre que fue

posible, se buscó el contacto visual con el individuo, y en su defecto, se trianguló la posición del ejemplar mediante localizaciones desde tres puntos diferentes. Se precisaron las coordenadas, el hábitat y el tamaño y composición del bando en el que se encontraba cada uno de los individuos cuando se pudo determinar. La búsqueda se realizó en las zonas del área de estudio con presencia potencial de la especie, recorriéndolas con vehículos todo terreno, de forma que se aseguraba la localización de cualquier individuo radiomarcado dentro del área prospectada.

Localización aérea

Cuando por la amplitud de los movimientos dispersivos realizados o, simplemente, por la desaparición de la zona habitual de campeo, no fue posible localizar a algunos individuos mediante los controles de tierra antes descritos, se realizaron vuelos con avionetas del Ejército del Aire, gracias a un convenio existente entre el Consejo Superior de Investigaciones Científicas y el Ministerio de Defensa. Con la búsqueda aérea se aumenta el rango de recepción en 10-20 veces con respecto a la localización desde tierra, además de permitir la prospección de áreas geográficas mucho mayores. Todos los vuelos se realizaron en aviones Bonanza E-24 Beechcraft, y utilizando dos antenas, una direccional, en el extremo de uno de los planos, y otra omnidireccional, en la cara inferior del mismo plano, según el procedimiento detallado en Alonso *et al.* (1996b).

La localización aérea comienza con un vuelo circular de unos 2 km de radio, a una altura de entre 500 y 800 m sobre el nivel del suelo sobre la última localización del individuo a buscar. Una vez detectada la señal del emisor, se fija la línea de vuelo del avión en la dirección de mayor intensidad de recepción. Al aproximarse al individuo marcado, la intensidad de la señal recibida va en aumento, hasta que, en su vertical, la señal disminuye de manera más o menos brusca, instante en el que se lee la coordenada UTM en un GPS. Las localizaciones aéreas tuvieron un éxito cercano al 100%. La distancia media entre la localización real del individuo y la coordenada anotada desde la avioneta fue de unos 500 m (Martín 2001). Durante el presente estudio se realizaron más de 300 horas de vuelo.



Censos

El primer censo primaveral realizado en el área de estudio (en 1988; Alonso & Alonso 1990) y la serie regular de censos de productividad realizada desde 1995, así como la serie de censos reproductores desde 1997 hasta 2005, han aportado la información necesaria para el estudio de las oscilaciones interanuales de la población, así como para la estima de parámetros demográficos tales como la proporción de sexos, la productividad, la mortalidad juvenil y adulta o el tamaño de familia. También han sido datos imprescindibles, junto con las localizaciones radiotelemétricas, a la hora de determinar la localización de las poblaciones, y para elaborar un modelo predictivo del hábitat potencial para la especie en el área de estudio (capítulo 5 de la presente Memoria). Los resultados de la serie parcial de censos (hasta 2001) ya han sido publicados en trabajos previos (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003), por lo que en esta memoria revisaremos la información que ya se publicó en el pasado, y se añadirá la recogida en época más reciente (desde 2001 hasta 2006).

La metodología empleada en la realización de los censos aparece ampliamente desarrollada en el capítulo 4, que está dedicado a la tendencia interanual y evolución de la población en los últimos 17 años.

Software utilizado

A lo largo del presente trabajo se han empleado distintos programas especializados (algunos de libre acceso desde Internet) para el desempeño de tareas concretas. Así en el capítulo 4, las estimas de mortalidad se han calculado haciendo uso de MARK v. 4.3 (White & Burnham 1999) y los Análisis de Viabilidad de Poblaciones que se desarrollan en los capítulos 7 y 8 han sido posibles gracias al uso de VORTEX v. 9.6 (Lacy *et al.* 2003, Miller & Lacy 2003) y RAMAS-GIS v. 5.0 (Akçakaya 2005). Los análisis de información geográfica del capítulo 6 han requerido el uso de ArcGIS 9.1 (ESRI) y de Idrisi Kilimanjaro (ClarkLabs). Para todos los análisis estadísticos realizados a lo largo de la presente memoria se empleó el programa STATISTICA v. 6.0 (StatSoft, Inc).

BIBLIOGRAFÍA

- Akçakaya, H. R. 2005. *RAMAS GIS: Linking Spatial Data with Population Viability Analysis (version 5.0)*. Applied Biomathematics. Setauket, Nueva York.
- Alonso, J.C. & Alonso, J.A. (eds.). 1990. *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Colección técnica. Madrid.
- Alonso, J. C. y Alonso, J. A. 1992. Male-biased dispersal in the great bustard *Otis tarda*. *Ornis Scand.*, 23, 81-88
- Alonso, J.A., Alonso, J.C., Martín, E. & Morales, M.B. 1995. *La Avutarda en la Reserva de Las Lagunas de Villafáfila*. Instituto de Estudios Zamoranos Florián de Ocampo (CSIC), Diputación de Zamora y Fundación para la Ecología y la Protección del Medio Ambiente. Zamora.
- Alonso, J.C. & Alonso, J.A. 1996. The Great Bustard *Otis tarda* in Spain: present status, recent trends and an evaluation of earlier censuses. *Biol. Conserv.*, 77: 79-86.
- Alonso, J.A., Martín, E., Alonso J.C., Morales M.B. 1996a. Vergleichende Analyse der Markierungsmethoden für juvenile Grosstrappen (*Otis t. tarda* L., 1758) im Feld. *Naturschutz u. Landschaftspflege in Brandenburg*, 1/2: 80-83.
- Alonso, J.A., Martín, E., Morales, M.B. & Alonso, J.C. 1996b. Aerial tracking of Great Bustard (*Otis tarda*) in Northern Spain. En: Fernández, J. & Sanz-Zuasti, J. (eds.). *Int. Symposium for the Conservation of Steppe Birds and their Habitat*. 283-286. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Alonso, J. C., J. A. Alonso, E. Martín & M. B. Morales. 1998. Proximate and ultimate causes of natal dispersal in the Great Bustard. *Behav. Ecol.*, 9: 243-252
- Alonso, J. C., Morales, M. B. & Alonso, J. A. 2000. Partial migration, lek fidelity and nesting area fidelity in female great bustards *Otis tarda*. *The Condor*, 102: 127-136
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2003b. Distribution, size and recent trends of the Great Bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola*, 50(1): 21-29.
- Amstrup, S.C. 1980. A radio-collar for game birds. *J. Wildl. Mana.*, 44: 214-217.



- Anderson, A. 1963. Patagial tags for waterfowl. *J. Wildl. Mana.*, 27: 284-288.
- Anderson, D. R., White, G. C., & Burnham, K. P. 1995. Some specialized risk assessment methodologies for vertebrate populations. *Environmental and Ecological Statistics*, 2: 91-115
- Blackman, J.G. 1973. Marking methods for studying Australian Crane. *Australian Bird Bander*, 11 (3): 56-57. Bub, H. & Oelke, H. 1985. Markierrungsmethoden für Vögel. Brehm Bücherei.- Wittenberg-Lutherstadt.
- Bub, H. 1991. *Bird Trapping and Bird Banding*. Cornell Univ. Press.
- Burnham, M. A., Fresón, S. & Akçakaya, H. R. (1993) *Risk assessment in conservation biology*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Cochram, W.W. & Ior, R.D. 1963. A Radio-tracking system for wild animals. *J. Wild. Manag.*, 27 (1): 9-24.
- Craighead, F.C. & Dunstan, T.C. 1976. Progress towards tracking migrating raptors by satellite. *Raptor Res.*, 10: 112-120.
- Ena, V., Martínez, A. & Martínez, C. 1985. Marcaje con placas alares en Avutarda (*Otis tarda* L.). Actas V Encuentro Anilladores Españoles. Ruidera.
- Ferrer, M. 1990. Dispersión juvenil de las Aguilas Imperiales en el Parque Nacional de Doñana. Tesis de Licenciatura. Universidad de Sevilla.
- Fischer, R.A., Apa, A.D., Wakkinen, W.L. & Reese, K.P. 1993. Nesting-area fidelity of sage grouse in southeastern Idaho. *The Condor*, 95: 1038-1041.
- Frumkin, R. 1993. Intraspecific brood-parasitism and dispersal in fledgling Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Ibis*, 136: 426-433.
- Greenwood, R.J. & Sargeant, A.B. 1973. Influence of radio packs on captive mallards and blue-winged teal. *J. Wild. Manag.*, 37: 267-274.
- Heinrich, B., Kaye, D. & Schaumburg, K. 1994. Dispersal and association among Common Ravens. *The Condor*, 96: 545-551.
- Heinroth, O. & Heinroth, M. 1928. *Die Vögel Mitteleuropas*, III. Bermühler, Berlin-Lichterfelde.
- Hellmich, J. 1991. La Avutarda en Extremadura. Monografías de Alytes, 2. ADENEX. Mérida.

- Hessler, E., Tester, J.R., Sniff, D.B. & Nelson, M.M. 1970. A biotelemetry study of survival of pen-reared pheasant released in selected habitats. *J. Wild. Manag.*, 34: 267-274.
- Kenward, R.E. 1980. Radiomonitoring Birds of prey. En Amlaner, C.J. & McDonald, D.W. (eds.): *A Handbook on Biotelemetry and Radiotracking*: 97-105. Pergamon Press. Oxford.
- Kenward, R. E. 2001. A manual for wildlife radio tagging. - Academic Press.
- Lacy, R. C., Borbat, M. & Pollak, J. P. 2003. *VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.42*. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society
- Lance, A.N. & Watson, A. 1977. Further test of radio-marking on red grouse. *J. Wild. Manag.*, 41: 579-582.
- Martín, E. 1997. Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (*Otis tarda*). Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Martín, C. A. 2001. Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2007. Sex-biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *Journal of Avian Biology*, 38: 335-346.
- Mathisen, J. 1966. Patagial tags on Evening Grosbeaks. *IBBA News*, 38: 129.
- Miller, P.S. and R.C. Lacy. 2005. *VORTEX. A stochastic simulation of the simulation process. Version 9.50 user's manual*. Conservation Breeding Specialist Group (IUCN/SSC). Apple Valley, Minnesota.
- Morales, M.B. 2000. *Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral. UCM, Madrid.
- Morales, M.B., Alonso, J.C., Alonso, J.A., Martín, E. 2000. Migration patterns in male Great Bustards (*Otis tarda*). *The Auk*, 117 (2): 493-498.
- Morgenweck, R.O. & Marshall, W.H. 1977. Wing marker for American Woodcock. *Bird Banding*, 48 (3): 224-227.
- Osborne, P. E., Alonso, J. C. & Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use by great bustards in central Spain using GIS and remote sensing. *Journal of Applied Ecology*, 38: 458-471.



- Palacín, C. 2007. Comportamiento migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid
- Parry, U.A. 1967. The patagial methods for tagging birds. *Austral. Bird Band.*, 48 (3): 224-227.
- Perkins, J.P. 1988. Effects of Poncho-mounted radios on Blue Grouse. *J. Field Ornithol.*, 59 (1): 46-59.
- Radu, D. 1969. Die Aufzucht von Grosstrappen (*Otis tarda* L.) im Zoologischen Garten Budapest. *Freunde Kölner Zoo*, 12: 59-64.
- Small, R.J. & Rusch, P.H. 1985. Backpacks vs. Ponchos: Survival and movements of radio-marked Ruffed Grouse. *Wild. Soc. Bull.*, 13: 163-165.
- Small, R.J., Holzward, J.C. & Rusch, P.H. 1993. Are Ruffed Grouse vulnerable to mortality during dispersal? *Ecology*, 74 (7): 2020-2026.
- Snyder, W.D. 1985. Survival of radio-marked hen ring-necked pheasants in Colorado. *J. Wild. Manag.*, 49: 1045-1046.
- Southern, W.E. 1971. Evaluation of a plastic wingmarker for full studies. *Bird banding*, 42: 88-91.
- Wilson, R.J., Drobney, R.D. & Hallet, D.L. 1992. Survival, dispersal, and site fidelity of wild female ring-necked pheasants following translocation. *J. Wildl. Manage.*, 56 (1): 79-85.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 Supplement: 120-138.



Capítulo 4

Evolución demográfica de las poblaciones reproductoras de avutarda de la Comunidad de Madrid y áreas limítrofes

INTRODUCCIÓN

Las últimas estimas, derivadas de conteos recientes en la Península Ibérica, indican que los efectivos de Avutarda Común se sitúan en ella en torno a los 26.200 individuos, constituyendo aproximadamente el 60% de la población mundial estimada para la especie (Alonso *et al.* 2003a, Palacín & Alonso 2007).

La Comunidad de Madrid es la cuarta región española en número de aves, con 1.300-1.400 avutardas, que han sido censadas de forma regular a lo largo de los últimos 10 años (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003b, datos del presente trabajo). Estos números se incrementan hasta algo más de 1.400-1.500 aves si consideramos poblaciones cercanas, y que junto con las anteriores constituyen una única unidad demográfica, situadas en las provincias vecinas de Guadalajara y Toledo.

El estudio regular de las poblaciones reproductoras de avutarda de la Comunidad de Madrid se inició en 1997, aunque hasta 1998 no se realizó el primer censo completo de los efectivos primaverales en la zona. Previos a dicho estudio (dirigido por el Prof. Juan C. Alonso) diversos equipos habían realizado varios censos que, debido al uso de diferentes metodologías y a superficies prospectadas incompletas, arrojaron resultados con diferente grado de fiabilidad y de difícil comparación entre sí, oscilando entre los 18 individuos registrados por el antiguo ICONA en 1977 (ICONA 1982), 150 en 1980 (Domínguez & Vigal 1982), 253 en 1982 (ICONA 1982), 419 en 1986-87 (Martín & Ortas 1987), 642 en 1988-89 (Alonso *et al.* 1990b) y 706 en 1994 (Gesnatura 1994).

Resultados preliminares del estudio del equipo de J. C. Alonso y colaboradores han sido publicados con anterioridad (Martín 2001, Alonso *et al.*, 2003b, 2004). En este capítulo se discuten estos resultados previos, y se presenta la serie de datos ampliada de que se dispone hasta la fecha (desde 1997 hasta 2006, con datos aislados para los años 1988 y 1989). Con esta serie se pueden establecer, de forma más fiable, tendencias interanuales de las poblaciones

reproductoras de avutarda en Madrid, así como estudiar el funcionamiento de la dinámica de las poblaciones del sistema.

Describir la dinámica de las poblaciones, y entender los procesos que subyacen a estas dinámicas, son temas destacados en los estudios de ecología de comunidades y poblaciones (Garrott *et al.* 2003). Cada vez un mayor número de ecólogos llevan a cabo estudios demográficos a largo plazo, que contribuyen significativamente al entendimiento de la regulación de las poblaciones y a conocer las limitaciones que existen en poblaciones complejas que presentan estructuras de edades. El conocimiento sobre los mecanismos que limitan y regulan las poblaciones es importante, no sólo para un entendimiento desde un punto de vista teórico de la población y de los patrones del ecosistema, sino también para mejorar nuestra capacidad para asegurar la persistencia de los organismos y de los procesos ecológicos que facilitan (Gaillard *et al.* 1998).

Los cambios en los efectivos poblacionales son producto del balance entre los nacimientos y las muertes que tienen lugar dentro de cada población, pero también de las tasas de inmigración y emigración presentes. Sin embargo, los parámetros de dispersión a menudo no son conocidos (Baguette & Schtickzelle 2006). La importancia de los intercambios de individuos en la dinámica de las poblaciones no recibió la atención que merece hasta la aparición del paradigma de la “metapoblación” (Baguette & Schtickzelle 2006), que subraya el papel fundamental de la inmigración y la emigración en la persistencia a largo plazo de las poblaciones espacialmente estructuradas (Hanski 1999).

Por otra parte, a menudo las densidades de población en localizaciones diferentes fluctúan de forma simultánea. Este fenómeno se conoce como sincronía espacial, y ha sido descrito en especies de diversos taxones, desde mamíferos, pasando por aves, y hasta insectos (Buonaccorsi *et al.* 2001). De esta sincronía en las dinámicas locales puede depender la persistencia de las poblaciones (Hanski 1999). Las principales causas de la sincronía espacial son tres: la dispersión entre poblaciones; la dependencia de la dinámica de las poblaciones de un factor aleatorio sincrónico y exógeno (“efecto de Moran”); y la existencia de interacciones tróficas con poblaciones de otras especies (Liebhold *et al.* 2004). La dispersión es un mecanismo muy importante de sincronización (Hanski 1998). Estudios teóricos han demostrado que, incluso movimientos dispersivos que están espacialmente restringidos, pueden influir en la sincronía a gran escala bajo circunstancias determinadas (Ims & Andreassen 2005).

Este capítulo pretende ser un análisis descriptivo de la demografía de las poblaciones de estudio, utilizando como marco la teoría de metapoblaciones descrita en la “Introducción” de la presente Memoria. Tanto en este como en



otros capítulos, se utiliza el término “metapoblación” en un sentido amplio, de acuerdo a la definición de Hanski & Simberloff (1997): “conjunto de poblaciones dentro un área mayor, donde la dispersión desde una población local hasta al menos alguno de los otros parches es posible”. Con este objetivo se analizaron las tendencias poblacionales observadas, se estableció el grado de sincronía entre poblaciones locales, y se estudió la influencia de la dispersión y la productividad en la regulación del tamaño de las poblaciones. También se exploró el efecto del número de coespecíficos, así como de la distancia entre poblaciones, en la dinámica del sistema. Se prestó una atención especial a las tasas de dispersión, por su papel fundamental en la persistencia de las poblaciones, y porque hasta ahora, es un aspecto al que no se ha atendido excesivamente en la literatura de metapoblaciones (aunque ver Baguette & Schtickzelle 2006).

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio considerada comprende todas las zonas con presencia potencial de avutardas (paisajes de tipo agroestepario) de la Comunidad de Madrid y de zonas adyacentes de Castilla-La Mancha, concretamente de las provincias de Toledo y Guadalajara. Estas zonas representan alrededor de 800 km² en la Comunidad de Madrid, y unos 120 km² más, pertenecientes a estas provincias castellano-manchegas. A pesar de los límites administrativos que las separan, las avutardas madrileñas y las de zonas toledanas y alcarreñas cercanas constituyen una única unidad demográfica.

Durante los primeros censos de la región, realizados entre 1988-1989, y posteriormente en 1997 y 1998, se visitaron todas las zonas con hábitat potencialmente adecuado para la especie y se localizó aquellas en las que la avutarda estaba presente dentro del área de estudio. También se constató su ausencia en aquellas zonas para las que se había registrado su extinción en tiempo reciente (p. ej. Brunete-Navalcarnero; ver Alonso *et al.* 2003b). En muestreos posteriores (desde 1999 hasta la actualidad), el esfuerzo de los censos se concentró en aquellas áreas en las que se había detectado con anterioridad la existencia de *leks* (Martín & Ortas 1987, Alonso *et al.* 1990b, Martín 2001).

MÉTODOLOGÍA

Metodología de censo

Con el fin de evaluar las tendencias de las poblaciones de avutarda en la Comunidad de Madrid y alrededores durante los últimos 10 años, se atendió a los resultados procedentes de la serie de censos primaverales, desarrollados en 1988-1989 y entre 1997-2006, que reflejan la abundancia y distribución de las poblaciones reproductoras en la zona de estudio. También se consideraron los muestreos de productividad efectuados en septiembre (en 1988-1989 y desde 1995 hasta 2006) con el fin de estimar las tasas anuales de fecundidad de dichas poblaciones (tamaño de familia y número de pollos por hembra). Las fechas de desarrollo de los diferentes censos figuran en la Tabla 4.1. El área prospectada en los censos anteriores a 1998 fue inferior a la que se censó en años siguientes, a medida que se mejoraba el conocimiento sobre la distribución espacial de la avutarda en la zona de estudio. Mientras que dicha superficie fue muy inferior en el caso de los años 1988 y 1989 (no se censaron todas las poblaciones y algunas de ellas no se censaron en su totalidad), las superficies prospectadas en 1997 son muy similares a las censadas en años posteriores.

Tabla 4.1. Fechas de realización de los 25 censos primaverales analizados en el presente capítulo. El asterisco (*) indica los censos con una cobertura inferior a la de años posteriores. Los censos anteriores a 2004 no incluyen la zona de Aranjuez.

<i>AÑO</i>	<i>Censo de primavera</i>	<i>Censo de productividad</i>
1988	23-25 marzo*	2 - 15 septiembre*
1989	-	9 - 27 septiembre*
1995	-	5 - 6 septiembre*
1996	-	3 - 4 septiembre*
1997	13 - 18 marzo*	3 - 15 septiembre*
1998	13 - 24 marzo	16 - 24 septiembre
1999	1 marzo - 13 abril	6 - 13 septiembre
2000	27 marzo - 6 abril	12 - 19 septiembre
2001	11 - 10 marzo	11 - 25 septiembre
2002	11 - 13 marzo y 2-16 abril	23 - 26 septiembre
2003	18 - 21 de marzo y 18-abril	8 - 19 septiembre
2004	15 - 23 marzo y 12 -14 abril	9 - 15 septiembre
2005	28 - 31 marzo y 6 -13 abril	19 - 21 septiembre
2006	27-30 marzo y 1 - 2 abril	18 - 20 septiembre



Los censos en época reproductora se realizaron durante la primavera temprana, puesto que es en esta fecha cuando se registran las mayores concentraciones de ambos sexos en las áreas de exhibición o *lek*, resultando más fácil el conteo de las aves (Alonso *et al.* 2003b). Además, es en primavera (marzo-abril) cuando se registran los números más elevados para la especie en la región (Martín, 2001).

La productividad se determinó a través de muestreos en septiembre. Durante este mes los pollos ya han alcanzado un cierto tamaño, y son más fácilmente visibles junto a sus madres que en etapas previas de su desarrollo. Además, en este momento, los pollos han superado ya el período de mayor mortalidad juvenil (Martín 2001, Martín *et al.* 2007). Esta productividad se midió como una proporción entre el número de pollos vistos y el total de hembras contadas en septiembre (Alonso *et al.* 2004). Dependiendo de las poblaciones, un mayor o un menor número de hembras abandonan las áreas reproductoras para nidificar, de manera que, en muchos casos, en septiembre no han regresado todavía a las áreas de *lek*. Esto supone que las medidas de productividad calculadas no son absolutas, ya que se refieren sólo a una parte de la muestra total de hembras reproductoras de las poblaciones (aquellas que permanecen en las áreas reproductoras o zonas próximas durante la época de cría). La localización de todas estas hembras, por lo dispersas y lo ocultas que están, es una tarea imposible. Por eso se asumió que la productividad medida en las hembras que nidifican en las proximidades de las áreas reproductoras es similar a la de aquellas que abandonan las zonas de *lek* para criar a sus pollos.

Los censos se realizaron siguiendo la metodología descrita por Alonso *et al.* (1990a). Las clases de sexo y edad consideradas para categorizar a las aves durante los censos fueron las siguientes:

- machos adultos e inmaduros: todos los machos mayores de un año
- machos jóvenes: machos menores de un año
- hembras: todas las hembras mayores de unos 5 meses, edad máxima a la que aún se pueden distinguir las hembras jóvenes
- hembras jóvenes: reconocibles sólo en septiembre. A partir del mes de octubre, son indistinguibles de las hembras adultas
- indeterminados: individuos que no han podido asignarse a ninguna de las categorías anteriores por dificultades en su avistamiento

El sexado de las aves jóvenes se realizó visualmente en septiembre, al ser los machos mayores que sus madres, y las hembras jóvenes aún de menor tamaño. Los machos jóvenes, además, son distinguibles por su tarso de longitud relativamente mayor y una banda blanca más llamativa a lo largo del borde del ala (Martín 2001)

Delimitación de unidades demográficas

Antes de describir las propiedades de un sistema constituido por poblaciones espacialmente estructuradas como el nuestro (ver “Introducción” de la presente Memoria) es necesario decidir cómo dividir la población total en unidades espaciales. Cuando la distinción entre hábitat y no hábitat es relativamente clara, se puede definir parches ocupados por la especie. Entonces, las poblaciones del sistema pueden describirse en términos de las propiedades de estos parches. Sin embargo, para muchas especies no existe esta distinción en términos absolutos, lo que hace difícil definir los límites de las poblaciones de forma precisa (Thomas & Kunin 1999).

El área de distribución de la avutarda en la zona de estudio era conocida gracias a estudios realizados con anterioridad (Martín & Ortas 1987; Alonso *et al.* 1990b, 2003b, Martín 2001). En estos trabajos, que se basan en la serie de censos primaverales hasta el año 2002, se detectó la presencia de avutardas en primavera en 13 *leks* (o grupos reproductores) diferentes, distribuidos por la Comunidad de Madrid, y dos más en la provincia de Guadalajara muy cercanos al límite provincial con Madrid. Durante los censos realizados en años posteriores a 2002, y cuyos resultados aparecen en este trabajo por vez primera, se constató la persistencia de todos los *leks* prospectados previamente. La localización media de los principales lugares de exhibición de los bandos de machos en estos *leks* varió muy poco de año en año (menos de 0,8 km de media; Alonso *et al.* 2004), y se corroboró que no había habido establecimiento de nuevos lugares de *lek* durante los más de 10 años de estudio de estas poblaciones. Sin embargo, en la primavera de 2004, la prospección de nuevas zonas dentro del área de trabajo, de las que se habían recibido noticias de presencia de la especie (De la Puente *et al.* 2003), permitió detectar la existencia de dos nuevos *leks*. Ambos están situados en el término municipal de Aranjuez, aunque uno de ellos se extiende también hasta la vecina provincia de Toledo. No obstante, no se trata de dos *leks* de nuevo establecimiento, sino que debían de existir con anterioridad a esta fecha. De este modo, son 15 los *leks* existentes en la región de Madrid y, junto con los dos situados en la provincia de Guadalajara, constituyen un total de 17 *leks* dentro del área de estudio.

Para establecer las diferentes poblaciones locales en el área ocupada por las avutardas durante la época reproductora se delimitaron poblaciones que englobaban uno o más de estos *leks* en función del uso del espacio que las avutardas hacen de ellos (Figura 4.1). De este modo, se agruparon varios *leks* dentro de una misma población, incluso no habiendo continuidad espacial entre ellos, cuando se tenía constancia de la existencia de movimientos de individuos (especialmente de hembras) entre varios de los *leks* a lo largo del mismo período reproductor y de cría. Finalmente quedaron definidas así seis poblaciones locales, denominadas en función de los términos municipales principales en los



que están situadas: *Valdetorres-Talamanca* (que contiene dos *leks*), *Daganzo-Camarma* (con seis *leks*), *Campo Real* (un *lek*), *Pinto-Torrejón de Velasco* (tres *leks*), *Fuentidueña-Estremera* (dos *leks*) y *Aranjuez 2* (dos *leks* que son los detectados por primera vez durante la primavera de 2004). El *lek* correspondiente a la zona *Aranjuez 1* (*lek* número 17) no se consideró una población en este trabajo, porque no ha presentado presencia de machos y hembras adultos a lo largo de toda la serie anual.

Análisis de datos

Tendencias demográficas

Para tratar de establecer cuáles han sido las tendencias de la población hasta la fecha, se tomaron los efectivos correspondientes a individuos mayores de un año de edad, para evitar variaciones irregulares en el número total de avutardas debidas al desigual éxito reproductor de cada temporada (Morales 2000, Martín 2001). Esto también permitió hacer comparaciones con estudios previos de tendencias interanuales de las poblaciones madrileñas (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003b) en los que se han considerado solamente los ejemplares de más de un año de edad. El número de machos no incluye así aquellos machos jóvenes (nacidos en la primavera anterior), que aún pueden reconocerse en el campo durante la siguiente primavera. De este modo, en los conteos quedan incluidos machos adultos ya establecidos, pero también jóvenes de más de un año de edad que aún se encuentran en su período de dispersión juvenil (Martín 2001).

Las hembras de menos de un año sólo son distinguibles de las de mayor edad en septiembre, cuando aún no han completado su proceso de crecimiento. Para establecer qué hembras presentaban más de un año de edad en los censos de primavera se estimó el número de hembras jóvenes a partir de las proporciones de sexos encontradas en el mes de septiembre, ya que la mortalidad juvenil existente entre los meses de septiembre y marzo prácticamente no presenta diferencias sexuales (Martín 2001, Martín *et al.* 2007) y basándonos en el número de machos jóvenes contado en el siguiente mes de marzo (Martín 2001). Puesto que no se dispone de muestreos durante el mes de septiembre del año 1987, las hembras consideradas durante la primavera de este primer año son las totales, ya que no se pudo estimar aquellas mayores de un año en la primavera de 1988.

Las tendencias interanuales observadas en las poblaciones se analizaron mediante correlación de rangos de Spearman (Morales 2000, Martín 2001) entre los tamaños de población observados y los años de estudio correspondientes.

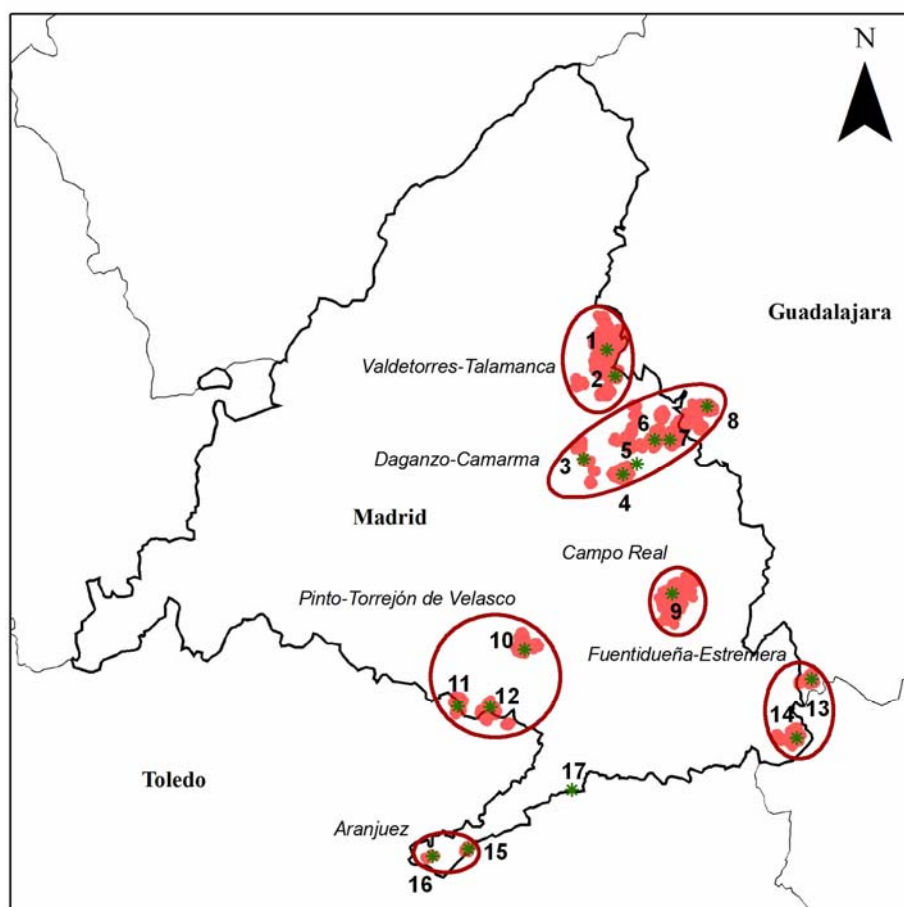


Figura 4.1. Localización de los grupos reproductores o *leks* de Avutarda Común en el área de estudio. Las manchas rosas representan el área ocupada por las aves en primavera, mientras que el asterisco muestra el lugar donde se exhiben los machos de cada *lek*. Dentro de las elipses se han agrupado los *leks* pertenecientes a una misma población local. La denominación de los *leks* es la misma que la empleada por Alonso *et al.* (2003b):

- | | |
|--------------------------------|-------------------------------|
| 1: Talamanca-Valdetorres | 10: Pinto |
| 2: Ribatejada-Valdetorres | 11: Torrejón de Velasco Oeste |
| 3: Cobeña | 12: Torrejón de Velasco Este |
| 4: Daganzo | 13: Estremera |
| 5: Camarma-Daganzo | 14: Fuentidueña |
| 6: Camarma | 15: Aranjuez 1 |
| 7: Meco | 16: Aranjuez 2 |
| 8: Villanueva de la Torre-Quer | 17: Aranjuez * |
| 9: Campo Real | |

* El *lek* número 17 no se considera una población porque no ha presentado presencia de machos y hembras adultos durante toda la serie anual.



Se utilizó un Análisis de la Varianza (ANOVA) simple par determinar si la productividad era diferente en las diferentes poblaciones locales (Reid *et al.* 2006).

A la hora de calcular la varianza en los diferentes parámetros demográficos, se emplearon los Coeficientes de Variación de Pearson (CV) (que se calculan como un cociente entre la desviación típica y la media aritmética del parámetro) con el fin de conseguir una medida relativa de la dispersión, expresando la desviación como un porcentaje de la media.

Tasas de crecimiento y denso-dependencia

El tamaño de población (N_t) en un año (t) y su variabilidad se midieron durante un periodo de 9 años, desde 1998 a 2006, años para los que las superficies censadas son similares. A partir de esta serie se derivaron 8 estimas de tasa de crecimiento de la población. Las tasas de crecimiento anuales (R_t), para la metapoblación y para cada población local por separado, se calcularon mediante el siguiente cociente:

$$R_t = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

donde N_t es el número de individuos registrado en la primavera del año t , y N_{t+1} los individuos contados en la siguiente primavera (Schtickzelle *et al.* 2002).

Esta tasa de crecimiento se relacionó con las productividades observadas en cada población local en el mes de septiembre del año previo, para así evaluar la importancia de la natalidad y de la dispersión en los cambios demográficos observados.

A partir de los cambios anuales existentes en los tamaños de población (R_t) se estimó la posible influencia del número de ejemplares en primavera sobre esta tasa de crecimiento de la población. La relación exponencial negativa entre la tasa de crecimiento de una población (R_t) y el tamaño de población en el año anterior es indicativo de la existencia de regulación denso-dependiente (Baguette & Schtickzelle 2006). Sin embargo, como en el cálculo de R_t se incluye el tamaño de población del año previo (N_t), esto implica que en la regresión N_t aparezca tanto en la variable dependiente como en la independiente, pudiéndose detectar denso-dependencia, incluso, cuando esta no existe. De este modo, si N_t presenta algún error en su medida o está sujeto a otros factores estocásticos, la pendiente estimada por la regresión estará sesgada.

Para evitarlo se utilizó una media geométrica, de manera que la variable dependiente se calculó como:

$$R_t = \sqrt{\frac{N_{t+1}}{N_{t-1}}}$$

De esta forma la variable independiente no contenía N_t en su cálculo, y por tanto no se introducía sesgo estadístico en la estimación (Akçakaya 2005).

Sincronía entre poblaciones: efecto de la distancia

La sincronía significa una tendencia de las series de las distintas poblaciones a “moverse” en la misma dirección. Para estimar la posible correlación en las dinámicas locales es necesario disponer de series temporales de los tamaños en las distintas poblaciones. De este modo, puede medirse la sincronía como una correlación en los cambios que experimentan estos tamaños poblacionales (Buonaccorsi *et al.* 2001, Schtickzelle & Baguette 2004).

La sincronía en las dinámicas de las poblaciones locales ha sido estimada basándonos en las tasas de crecimiento, R_t (Schtickzelle & Baguette 2004), y en las productividades anuales (Reid *et al.* 2006) registradas en cada una de las poblaciones locales del área de estudio. Se consideró una serie de ocho valores de tasa de crecimiento (para los ocho pares de años considerados, entre 1998-2006) y diez de productividad (período 1997-2006). En el caso de la productividad, se incluyó también el año 1997 (a pesar de presentar una superficie de muestreo parcial) debido a que la medida de la productividad es de carácter relativo (proporción de pollos por hembra observados en septiembre). Mediante correlaciones de Pearson entre valores de pares de poblaciones, se calcularon coeficientes que dan una estima de la sincronía en las dinámicas de las poblaciones locales. Se eligió la correlación de Pearson en lugar de la de Spearman porque las variables seguían distribuciones normales. La correlación de Pearson se ha utilizado para medir la sincronía entre dos series en muchos estudios (Buonaccorsi *et al.* 2001).

Para establecer si la sincronía (r) guardaba alguna relación con la distancia (D) que separa las poblaciones locales, a continuación se ajustaron los coeficientes de correlación a una función exponencial negativa de la distancia entre pares de poblaciones (Schtickzelle & Baguette 2004):

$$r = ae^{-kD} \quad \text{ó} \quad \ln(r) = \ln(a) - k(D)$$

donde k es una constante que describe la forma particular de la curva exponencial y a es otra constante que sirve para reescalar.



Debido a la existencia de valores negativos, fue necesario sumar una unidad a los coeficientes de correlación para poder realizar las regresiones exponenciales negativas.

Dispersión: influencia del tamaño de población y de la distancia

- Dispersión y distancia

Para evaluar la influencia de la distancia en la dispersión natal (Greenwood 1980, Greenwood & Harvey 1982) de la especie en el área de estudio, se relacionó la distancia de los movimientos con las frecuencias de dispersión natal.

Las tasas de dispersión se midieron como la proporción de individuos que se establecen a una distancia determinada de su localidad de nacimiento. Se utilizaron los datos de 53 individuos marcados con radioemisores (26 hembras y 27 machos), cuando contaban con 2-3 meses de edad, y que sobrevivieron hasta establecerse como adultos reproductores en una de las poblaciones de estudio. Las distancias se agruparon en 10 clases de 12 km cada una, desde 0 a 120 km. Como variable independiente se tomó el valor medio de cada una de estas clases de distancia.

Habitualmente se considera que las dinámicas de una metapoblación están dominadas por movimientos de corta distancia, por lo que se asume que la función de las distancias de dispersión en los modelos de metapoblaciones sigue una distribución negativa exponencial (Hanski 1999). Sin embargo, esta distribución exponencial infraestima la probabilidad de los movimientos de larga distancia, lo que puede conducir a una interpretación errónea de la estructura de la población a una escala de paisaje. Los resultados de estudios empíricos muestran, que la función potencial inversa, proporciona un mejor ajuste a los datos de dispersión (Baguette 2003). Nosotros ajustamos mediante regresión las probabilidades de dispersión a ambas funciones, para comprobar si alguna de las dos coincidía mejor con los patrones dispersivos observados en la especie en el área de estudio.

En el caso de la función negativa exponencial (Akçakaya *et al.* 1997) la probabilidad (P) de que un individuo se desplace una cierta distancia (D) es:

$$P = ae^{-kD} \quad \text{ó} \quad \ln(P) = \ln(a) - k(D)$$

donde k es la constante de dispersión que describe la forma particular de la curva exponencial y a es una constante que sirve para reescalar.

Para la función potencial inversa la probabilidad (P) de que un individuo se mueva una cierta distancia (D) es:

$$P=aD^{-n} \quad \text{ó} \quad \ln(P)=\ln(a)-n\ln(D)$$

donde a es una constante y n es una variable que determina el efecto de la distancia en la dispersión.

- Dispersión y tamaño de población

La dispersión denso-dependiente es un fenómeno común en la naturaleza (Clobert *et al.* 2004). Para probar la posible existencia de una relación entre la dispersión natal y el número de ejemplares en la población de establecimiento se delimitaron clases de tamaño de población, siguiendo una metodología similar a la empleada en el apartado anterior. Estas clases consistieron en diez categorías de tamaños de *lek* (número de ejemplares contados en un *lek* durante la primavera) cuando se consideraron los dos sexos en conjunto, y nueve categorías cuando se analizaron los sexos por separado. Para este objetivo se tomó la misma muestra de ejemplares radiomarcados utilizada en el apartado anterior. Se eligió el *lek* como unidad en lugar de la población porque los procesos de selección sexual (enfrentamientos entre machos para establecer jerarquías y aparearse con las hembras, y selección de estos machos por parte de las hembras, ver Höglund & Alatalo 1995) tienen lugar a esta escala. Estos procesos son los que deben de determinar, principalmente, la localización de los individuos durante la primavera, a pesar de que por requerimientos reproductores, de alimentación o de cría, un mismo individuo pueda estar presente en más de un *lek* dentro de una misma población local a lo largo de una temporada reproductora.

En función de estas clases de tamaño de *lek* se calculó una probabilidad de dispersión de los individuos, y se ajustó dicha probabilidad a una relación polinomial de segundo orden con el número de ejemplares en un *lek* (Courchamp *et al.* 1999, Stephens & Sutherland 1999, Nicoll *et al.* 2003). Los valores de la variable independiente se correspondieron con el valor medio de cada categoría de número de ejemplares. Se pretendía detectar así denso-dependencia inversa o efectos de Allee (1949), que tiene lugar a bajas densidades (Courchamp *et al.* 1999), y denso-dependencia negativa (causada por la saturación del medio y la aproximación a la capacidad de carga del sistema), a altas densidades poblacionales (Begon *et al.* 1990). En total se definieron diez categorías (a intervalos de 35 individuos cada una en el caso de los totales y las hembras, y de 8 individuos por categoría cuando se trató a los machos). Machos y hembras se separaron para poder evaluar los efectos de la



presencia de ejemplares de diferente sexo sobre las probabilidades de dispersión.

Con estos análisis se consiguieron funciones de dispersión aplicables en los modelos de viabilidad de poblaciones que se desarrollan en capítulos posteriores de esta Memoria (capítulos 7 y 8)

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A continuación, se da una descripción de las tendencias de las poblaciones de avutardas de la Comunidad de Madrid y zonas adyacentes de las provincias de Guadalajara y Toledo durante la última década, comentando la información previamente publicada, basada en la serie incompleta de datos hasta 2002 (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003b) y complementando y actualizando dicha información con los censos realizados posteriormente, hasta el año 2006 inclusive. Este análisis de la evolución de la población proporcionará los datos para el cálculo de los parámetros demográficos necesarios en capítulos siguientes.

Evolución interanual de la metapoblación

Población reproductora

Desde el año 1988 ha tenido lugar un aumento en los efectivos totales de la metapoblación que parece haberse estabilizado en los años más recientes. En la Figura 4.2 se muestran los resultados de todos los censos desarrollados en primavera a lo largo del período de estudio. Los incrementos poblacionales observados entre 1988 y 1998 no son producto, únicamente, de un crecimiento demográfico de las poblaciones, ya que la superficie censada durante los dos primeros años fue sensiblemente inferior (en 1988), y parcialmente incompleta (en 1997), en comparación con la que se cubrió en censos posteriores. No obstante, aunque la cobertura de los censos realizados en 1988 es menor a la realizada en los censos de años siguientes, cuando se toman superficies equivalentes censadas en primavera de 1988 y censadas en 1998 (261 km², repartidos entre los *leks* 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 13 y 14; ver Figura 4.1), que se muestrearon por igual en ambos años, se observa que los números de avutardas mayores de un año aumentaron una media del 23% en todas estas zonas a lo largo de ese período (Alonso *et al.* 2004).

Contando con los individuos de la población de *Aranjuez* (62 ejemplares de media, repartidos entre las provincias de Madrid y Toledo, que sólo se han censado durante los últimos tres años de trabajo) las cifras totales de avutardas registradas en la última primavera en el área de estudio ascienden a los 1.604 individuos mayores de un año de edad.

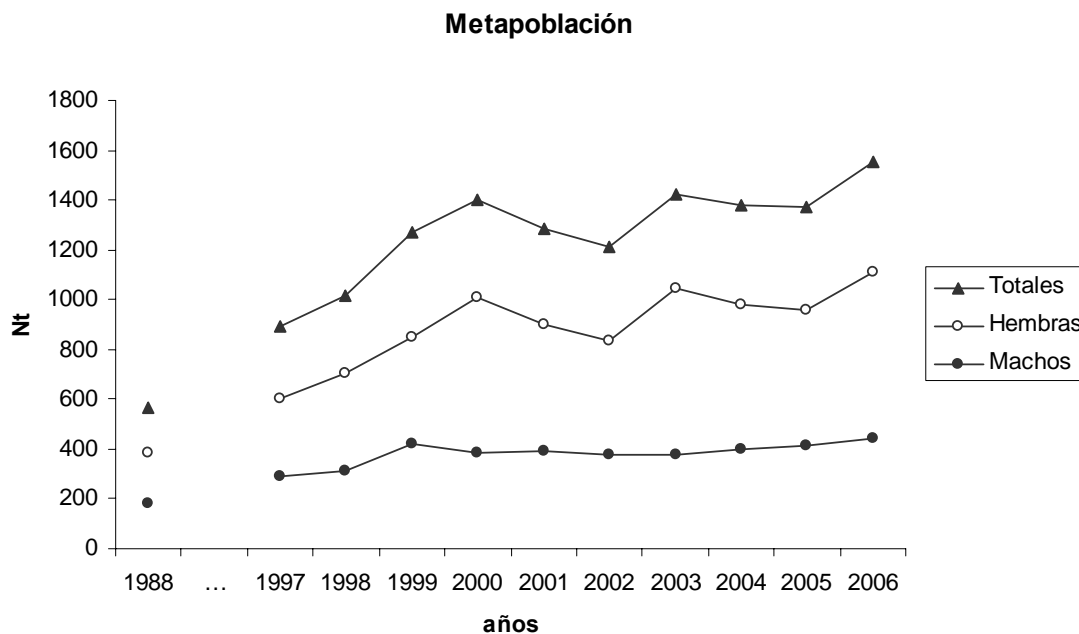


Figura 4.2. Evolución de las poblaciones de Avutarda Común (individuos mayores de 1 año de edad en primavera) de la provincia de Madrid y zonas limítrofes de la provincia de Guadalajara y Toledo durante el período comprendido entre 1988-2006. Las superficies prospectadas en 1988 y 1997 son inferiores a las de años posteriores. No se han incluido los individuos pertenecientes a la población de *Aranjuez* (únicamente prospectada entre 2004-2006) para facilitar las comparaciones interanuales.

El crecimiento más destacable debió de producirse entre los años 80 y finales de los 90 (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003b, Alonso *et al.* 2004), y a partir de esa fecha el aumento de la población se ralentizó, alcanzando en la actualidad una aparente estabilidad. Una vez producido el crecimiento hasta los niveles actuales (en 1999) los mínimos se registraron en la primavera de 2002 (Alonso *et al.* 2003b), en la que se contaron sólo 1.212 ejemplares, en contraste con las 1.554 aves contadas en 2006 (sin considerar la población de *Aranjuez*), que hasta la fecha constituyen el máximo de la serie. Estos efectivos máximos, que datan de la primavera de 2006, coincidieron con los máximos de hembras (1.110 individuos) y de machos (444 ejemplares) contados a lo largo todo el período de estudio. El número mínimo de machos y hembras se contó en el año 1998 (312 machos y 705 hembras).



De acuerdo con el resultado de la correlación de rangos de Spearman la tendencia de la metapoblación desde 1998 ha sido creciente, con un valor cercano a la significación (para una probabilidad del 5%) cuando se consideran los totales ($r_s = 0,67$; $p = 0,05$; $N = 9$). Para el cálculo de las tendencias no se han considerado los individuos correspondientes a la población de *Aranjuez*, que se contaron por primera vez en la primavera de 2004, puesto que no existían datos previos sobre el tamaño de la población en esta zona. Esos resultados son idénticos a los que se obtienen cuando los datos de partida son las hembras mayores de 1 año ($r_s = 0,67$; $p = 0,05$; $N = 9$), sin embargo, cuando se atiende a los machos, no se aprecia una tendencia clara ($r_s = 0,52$; $p = 0,15$; $N = 9$). Este diferente comportamiento se observa en la Figura 4.2, donde se aprecia que la mayor contribución al incremento poblacional es debida al sexo femenino (405 individuos más entre 1998 y 2006, lo que supone un incremento casi un 40%), mientras que los machos sólo aumentaron en 132 ejemplares en ese mismo período. En el caso de los machos presentes, aunque crecieron notablemente hasta 1999 (un 30% entre 1998 y 1999), sus efectivos en la actualidad (440 machos sin incluir los *leks* de *Aranjuez*) son prácticamente los mismos que se censaron en 1999.

La variabilidad interanual en los efectivos de las hembras (Tabla 4.2) fue superior a la presentada por los machos (CV de 0,13 y 0,09, respectivamente). Hay razones que no son puramente demográficas que contribuyen a aumentar las variaciones en los números de hembras contados cada año. El error de muestreo cometido en el caso del sexo femenino debe ser superior al que se produce a la hora de contar machos por tres razones diferentes: 1) porque ocupan un área geográfica más amplia y menos fija en las zonas de reproducción que los individuos del sexo masculino; 2) porque presentan un comportamiento más esquivo que sus compañeros, con lo que su detectabilidad es menor; 3) porque, en el caso de las hembras migradoras, acuden a sus lugares de reproducción más tarde que los machos (Palacín 2007) y variaciones interanuales en la fenología de estos movimientos estacionales hacen que en diferentes años lleguen en distintas fechas desde sus áreas de invernada.

Como el crecimiento en el número de hembras ha sido superior al experimentado por los machos, también se ha producido un aumento del sesgo en la proporción de sexos hacia las hembras (Tabla 4.2). Sin embargo, tomando la serie completa desde 1997, esta tendencia creciente no llega a ser significativa ($r_s = 0,60$; $p = 0,09$; $N = 10$). Los datos recogidos para 1988 y 1997 muestran que esta proporción de sexos estuvo menos sesgada en el pasado (Alonso *et al.* 1990b) (2,2 y 2,1 hembras por macho en 1988 y 1997, respectivamente, frente a las 2,4 hembras por macho registradas de media en las diferentes poblaciones locales para el período comprendido entre 1998 y 2006).

Tabla 4.2. Valores demográficos medios y coeficientes de variación (años 1998-2006) durante la época reproductora. * La productividad está medida en el mes de septiembre y es una media del período 1997-2006.

1998-2006	$N_{\text{♀♀}}$		$N_{\text{♂♂}}$		Productividad*		Sex-ratio		$Rt_{\text{♀♀}}$		$Rt_{\text{♂♂}}$	
Población	Media	C.V.	Media	C.V.	Media	C.V.	Media	C.V.	Media	C.V.	Media	C.V.
Metapoblación	933	0,13	391	0,09	0,15	0,66	2,4	0,09	1,05	0,14	1,04	0,13
Valdetorres	287	0,23	83	0,09	0,09	0,57	3,4	0,16	1,11	0,23	1,05	0,11
Camarma	393	0,16	166	0,17	0,15	0,96	2,41	0,18	1,06	0,22	1,11	0,25
Campo Real	94	0,23	46	0,08	0,13	0,83	2,04	0,22	1,13	0,44	1,04	0,11
Pinto	126	0,19	66	0,08	0,21	1,00	1,93	0,20	1,01	0,37	0,98	0,16
Fuentidueña	32	0,39	30	0,17	0,25	0,95	1,10	0,41	1,23	0,56	1,01	0,23

Atendiendo a las poblaciones de avutarda de Villafáfila, en la provincia de Zamora (Castilla y León), se ha observado un aumento en el número de machos a lo largo de la pasada década (1990-2000), lo que es interpretado por Morales (2000) como una recuperación de los machos de la caza selectiva a la que debieron estar sometidos tradicionalmente, y que fue prohibida en 1980. De esta manera, la proporción de 1,6-1,7 hembras por macho encontrada en estas poblaciones sería la natural en la especie, siendo la razón de sexos estable en una población sana y no sometida a presiones de origen humano. El mayor sesgo sexual encontrado en las poblaciones de Madrid, y que ha presentado una tendencia al alza durante el período de estudio (aunque no estadísticamente significativa), parece estar asociado a peores condiciones de conservación para la especie (ver Martín 2001, Alonso *et al.* 2003b, Martín *et al.* 2007) ya que supone una mortalidad diferencial para los machos más elevada, incluso de la ya de por sí superior que se produce para el sexo masculino en condiciones naturales en esta especie (ver capítulo 5 de la presente Memoria). Las poblaciones más amenazadas muestran un incremento en este sesgo hasta alcanzar valores extremos, como los registrados en las poblaciones de Andalucía o Marruecos, de casi tres hembras por macho (Alonso *et al.* 2005a, Alonso *et al.* 2005b).

Por lo tanto, parece que a los factores naturales de mortalidad que provocan el sesgo en las proporciones de sexos, incluso en poblaciones con buen estado de conservación como Villafáfila, se están añadiendo otros de carácter artificial fruto de la intervención humana, como la caza furtiva, la colisión contra tendidos, etc. (Martín 2001, Martín *et al.* 2007; capítulo 5 de esta Memoria) que son los que deben estar incrementando las diferencias en la proporción de sexos de las poblaciones madrileñas y limítrofes.



Productividad

La productividad registrada durante el período de estudio resulta ser baja (media de 0,15 pollos por hembra contados en septiembre entre 1995-2006) y con una gran variabilidad entre años ($CV= 0,66$). Puede observarse, comparando las Figuras 4.2 y 4.3, que los cambios interanuales en los efectivos de los individuos mayores de 1 año están asociados a las oscilaciones que se producen en la productividad. De esta forma, la tendencia poblacional observada serían fruto de un patrón de fluctuaciones demográficas dependiente del éxito reproductor (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003a, 2003b, 2004). Puesto que se consideran sólo los individuos mayores de un año, las productividades observadas en septiembre de un año determinado se traducen en incrementos en la población en la primavera de dos años después. De este modo, el mayor crecimiento observado durante el período de estudio tuvo lugar en 1999, como consecuencia de la productividad de 1997, la más alta registrada hasta la fecha. La productividad de 1996, aunque sólo corresponde a un área geográfica restringida, muestra también unos valores elevados con respecto a la media del período, e implicó también un crecimiento que se manifestó en los totales de 1998. Una vez producido el crecimiento hasta los niveles actuales (en 1999), los mínimos se registraron en la primavera de 2002, debido a la productividad más baja de todo el período, que se midió en septiembre de 2000 (Alonso *et al.* 2003b).

El tamaño de familia, que en septiembre en la especie oscila entre 1 y 3 pollos por hembra (aunque los casos de hembras con tres pollos sobrevividos hasta septiembre son raros) presenta muy poca variación de unos años a otros ($CV=0,10$). A pesar de que en años de alta productividad el tamaño de familia medio es mayor, debido a que sobrevive mayor número de pollos, la relación entre la productividad y el tamaño de familia no llega a alcanzar un nivel de significación inferior a 0,05 (coeficiente de correlación de Pearson $r = 0,55$; $p=0,09$; $N=10$). Esto significa, que lo más determinante en la variabilidad en la productividad anual, es el número de hembras que llegan a criar con éxito.

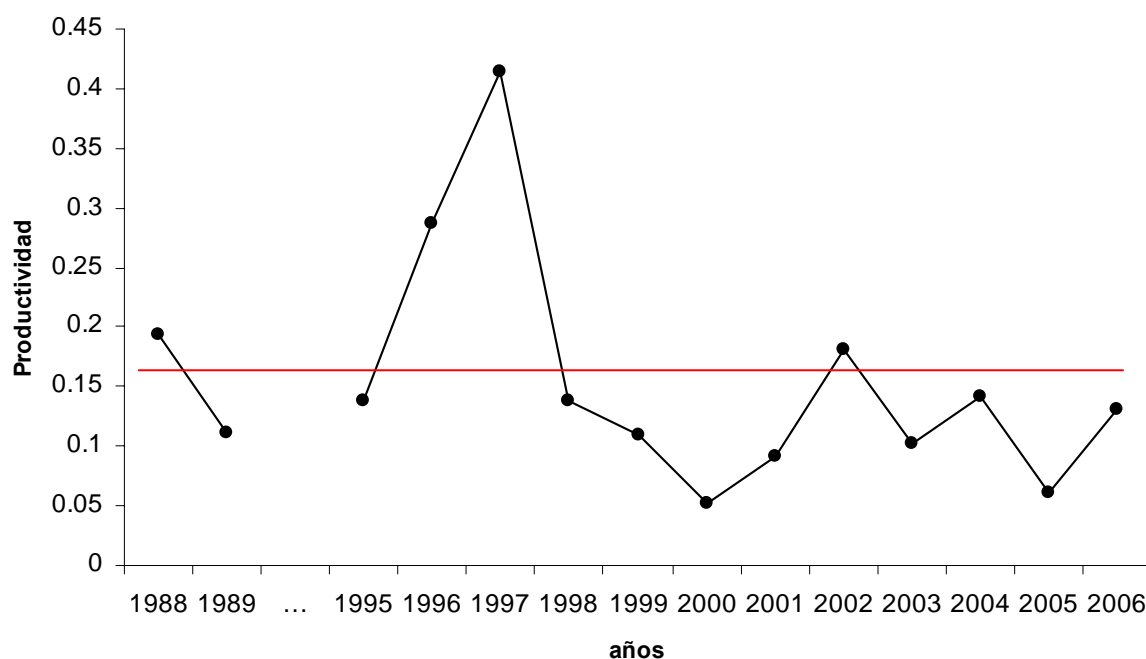


Figura 4.3. Productividad (pollos/hembras en septiembre) de la metapoblación a lo largo de la serie anual disponible. La línea roja representa el valor medio de productividad durante el período 1995-2006. Aunque las superficies censadas no han sido homogéneas hasta 1998, como la medida de productividad es relativa, los datos de la serie completa son comparables. Las productividades de los años 1995 y 1996 sólo hacen referencia a las poblaciones de la ZEPA n° 139.

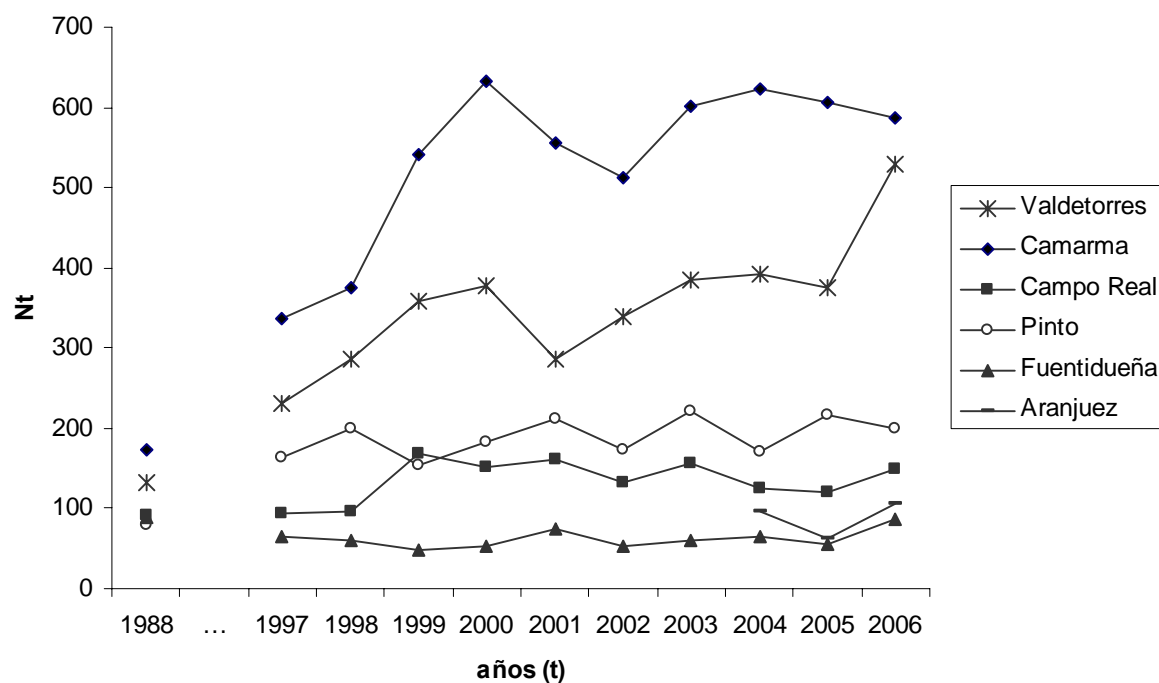


Figura 4.4. Evolución de los tamaños de las poblaciones locales en el área de estudio durante el período 1988-2006. Las superficies prospectadas en 1988 y 1997 son inferiores a las de años posteriores.



Evolución interanual de las poblaciones locales

A continuación se procederá a describir la tendencia demográfica experimentada por cada una de las poblaciones locales que constituyen el sistema durante la serie de años estudiada (Figura 4.4).

Valdetorres-Talamanca de Jarama

Población reproductora

La población de *Valdetorres-Talamanca* se localiza dentro de los términos municipales de Fuente el Saz de Jarama, Valdetorres de Jarama, Talamanca de Jarama, Valdepiélagos, Valdeolmos y Ribatejada (dentro de la provincia de Madrid) y El Casar de Talamanca (provincia de Guadalajara). Es la población que se encuentra más al norte de todas las consideradas en el área de estudio. Toda su superficie se sitúa dentro de la IBA nº 74 *Talamanca-Camarma* (Viada 1998) y, en su mayor parte, dentro también de la ZEPA nº 139 (*Estepas cerealistas de los ríos Jarama y Henares*) y del LIC *Cuencas de los Ríos Jarama y Henares* (ES3110001) (ver Figura 4.15). Está constituida por dos *leks* distintos y es, después de *Daganzo-Camarma*, la población local que más ejemplares de avutarda contiene dentro del área de estudio (con una media interanual desde 1998 de 287 hembras y 83 machos, sumando un total de 370 aves mayores de 1 año en primavera). Además de estos dos *leks*, se ha incluido también una agregación de hembras próxima, a pesar de no contener ningún lugar de exhibición de machos, porque dichas hembras deben acudir a estos *leks* para aparearse. Es también en esta población donde se encuentra el *lek* en el que se concentran mayor número de machos y hembras en primavera de todo el área de estudio (*lek* de *Talamanca-Valdetorres*, con 79 machos y 326 hembras mayores de un año contados en 2006). El comportamiento demográfico de los dos *leks* que la integran (*Talamanca-Valdetorres* y *Ribatejada-Valdetorres*) ha sido desigual, de manera que, mientras que en el primero el número de machos durante los últimos nueve años prácticamente se ha duplicado, los machos del segundo han disminuido en cerca de un 30% con respecto a los efectivos contados en 1998. En el caso de las hembras, es más difícil su asignación sin error a un *lek* u otro, puesto que, aunque ocupan las mismas zonas que los machos en primavera, su distribución no resulta tan restringida a los lugares de exhibición como en el caso de sus compañeros del sexo masculino. No obstante, se ha observado que, mientras que los números de hembras asignadas al *lek* de *Ribatejada-Valdetorres* se han mantenido próximos de unos años a otros (a pesar de las oscilaciones interanuales), las que se contaron en el *lek* *Talamanca-Valdetorres* han crecido en casi un 60% desde 1998. Este diferente comportamiento en ambos *leks* debe de estar provocado por la mayor restricción espacial existente en *Ribatejada-*

Valdetorres, restricción que se ha visto intensificada por la degradación del hábitat, como consecuencia de la construcción de vallados dentro de la provincia de Madrid, y de la urbanización de nuevas zonas pertenecientes a la provincia de Guadalajara en los últimos años.

Considerando la población local completa (Figura 4.5), y al igual que sucedía para el conjunto de la metapoblación, el mayor crecimiento tiene lugar entre 1988 y 1998. A partir de 1999 los efectivos poblacionales parecen alcanzar un cierto grado de estabilidad. Aunque las superficies censadas en 1988 y en 1997 no son equivalentes a las de años posteriores, comparando las mismas áreas pertenecientes a los dos *leks* que integran la población censadas en 1988 y 1997 (134 km²) se puede constatar que sus efectivos crecieron hasta un 50% en el período transcurrido entre esos dos años (Alonso *et al.* 2003b). Tomando la serie de censos en los que la superficie prospectada fue completa (desde 1998), el mayor crecimiento lo han experimentado las hembras, que prácticamente se han duplicado desde 1998 (siendo 435 el máximo, registrado en el año 2006). Esta tendencia creciente de la población resulta significativa para los efectivos totales ($r_s = 0,68$; $p = 0,04$; $N = 9$) y también para los de hembras ($r_s = 0,77$; $p = 0,02$; $N = 9$) pero no así en el caso de los machos ($r_s = 0,38$; $p = 0,31$; $n = 9$).

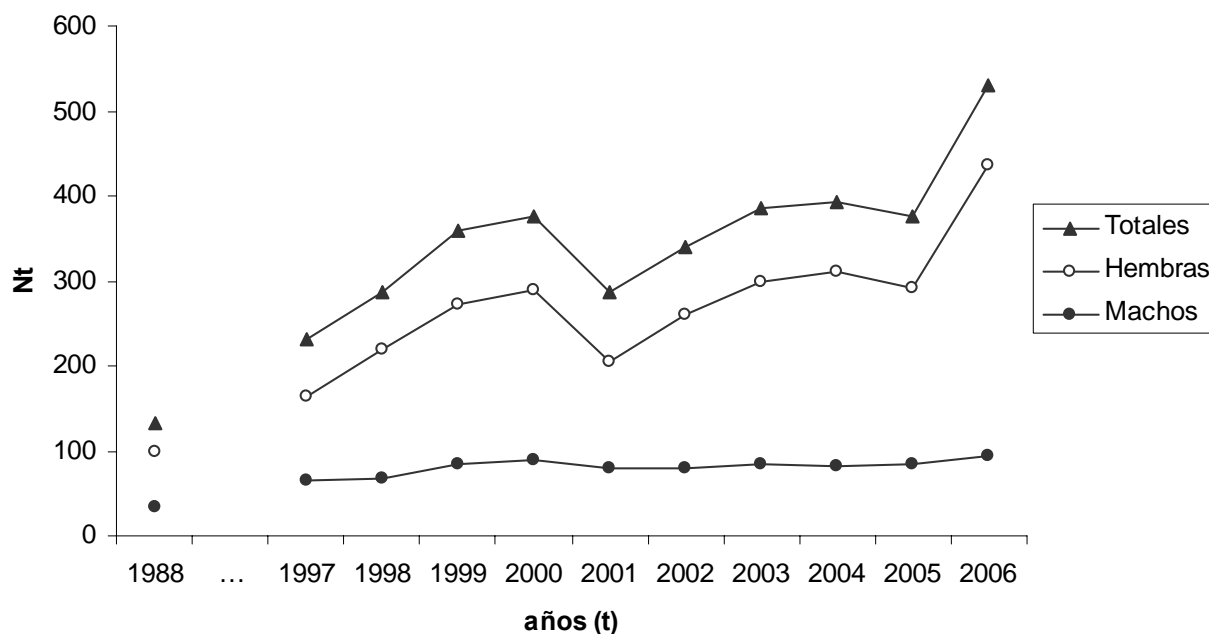


Figura 4.5: Evolución del tamaño de población en *Valdetorres-Talamanca* desde 1988 a 2006. Las superficies prospectadas en 1988 y 1997 son inferiores a las de años posteriores.



Como consecuencia del aumento del número de hembras por encima de los incrementos en los efectivos de los machos a lo largo de los últimos 9 años, se ha observado una tendencia estadísticamente significativa al incremento en el sesgo de la proporción de sexos a favor de las hembras ($r_s=0,83$; $p=0,01$; $N=9$), siendo la media del período de 3,3 hembras por cada macho, una de las proporciones más elevadas de entre las poblaciones locales del sistema.

Productividad

La población de *Valdetorres-Talamanca* presenta la productividad media más baja de todas las registradas en el área de estudio (0,09 pollos por cada hembra contada en septiembre durante 1997-2006), aunque su variación interanual también es la más baja ($CV=0,57$; ver Tabla 4.2). El valor más alto de productividad durante ese período se registró en 1997, con un total de 0,21 pollos por hembra, y el mínimo se produjo en 2000, con tan sólo 0,03 pollos por hembra (Figura 4.6). Cuando observamos la correlación existente entre productividad un año antes y las tasas de crecimiento de la población, entre 1998 y 2006, ésta no resulta ser significativa ($r=0,45$; $p=0,26$; $N=8$), a pesar de presentar signo positivo. Esto parece apoyar, que parte de los incrementos observados en esta población, no son fruto de los nacimientos que en ella tienen lugar, y que, por tanto, pudieran ser debidos a la llegada de inmigrantes desde otras poblaciones.

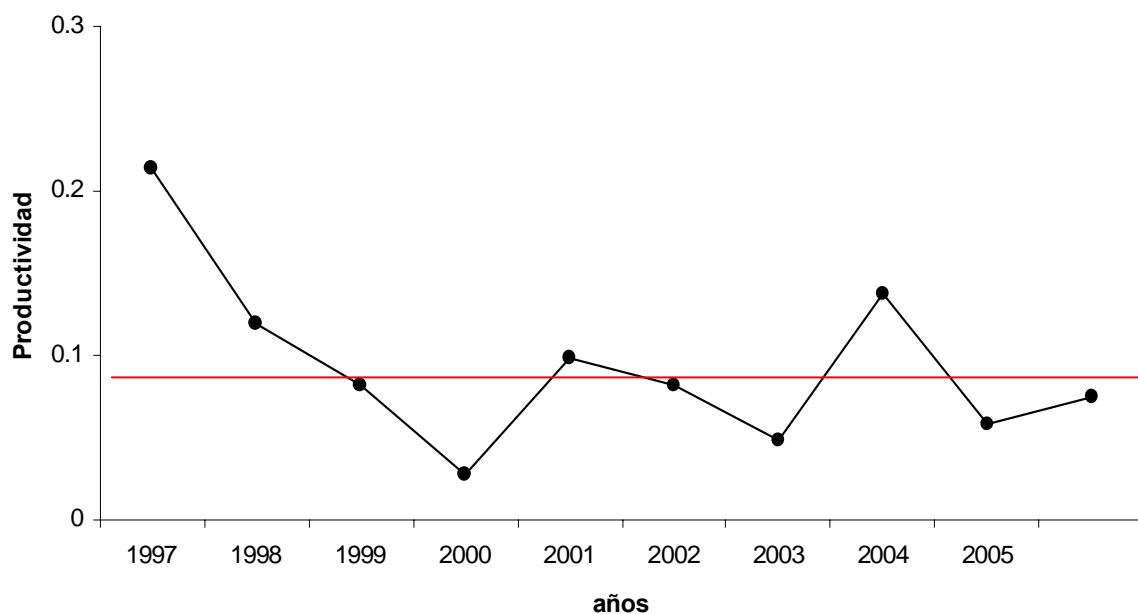


Figura 4.6 Productividad (pollos/hembras en septiembre) registrada en la población de *Valdetorres-Talamanca* durante el período 1997-2006. La línea roja representa el valor medio de productividad de esta población en ese período.

Daganzo-Camarma

Población reproductora

La población de *Daganzo-Camarma* se sitúa dentro de los términos municipales de Ajalvir, Alcalá de Henares, Camarma de Esteruelas, Daganzo de Arriba, Fresno de Torote, Meco, Paracuellos de Jarama, Ribatejada y Valdeavero (dentro de la Comunidad de Madrid) y los términos de Cabanillas del Campo, Quer, Torrejón del Rey, Valdeaveruelo y Villanueva de la Torre en Guadalajara. Geográficamente está muy próxima a *Valdetorres-Talamanca* (6 km), y comparte con esta otra población la localización dentro de la ZEPA nº 139 y de la IBA nº 74 (*Talamanca-Camarma*). Su superficie alcarreña está incluida dentro de la IBA nº 74 y de la ZEPA nº 167 (*Estepas cerealistas de la campiña*) (ver Figura 4.15). Esta población es la que ocupa una mayor superficie de toda el área de estudio, y la que mayor número total de aves alberga en primavera (media del período 1998-2006 de 393 hembras y 166 machos, con un total de 559 individuos). Dentro de sus límites están incluidos seis *leks* distintos (ver Figura 4.1) cinco de ellos (*Daganzo*, *Camarma-Daganzo*, *Camarma*, *Meco* y *Cobeña*) en la provincia de Madrid, y el restante (*Villanueva-Quer*) en Guadalajara.

Entre todos estos *leks* existe continuidad espacial, a excepción del *lek* de *Cobeña*, situado a menos de 2 km del resto de *leks*. Estos *leks*, a pesar de que por su uso y proximidad geográfica han sido considerados dentro de la misma población local, son cualitativamente diferentes. De este modo, la utilización del espacio dentro de la población por parte de las avutardas es desigual. Estas desigualdades parecen deberse más a la tradicionalidad del uso que a la calidad del hábitat (Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001) y hacen que en esta población se registren las densidades locales más elevadas dentro del área de estudio (0,16 individuos por hectárea en el entorno del *lek* de *Daganzo* y 0,19 individuos/ha en *Meco*) mientras que, en los *leks* de *Cobeña* y *Camarma-Daganzo*, las densidades están entre las más bajas (0,03 y 0,04 individuos/ha respectivamente). El resto de *leks* presentan densidades medias (entorno a los 0,05 individuos/ha). El *lek* de *Villanueva-Quer* (en la provincia de Guadalajara) es el segundo de todo el área de estudio en cuanto a número de machos en primavera (con un máximo de 71 en 2006). Le siguen los *leks* de *Daganzo* y *Camarma-Daganzo*, con 51 y 37 machos respectivamente y, a continuación, *Camarma* y *Meco*, que albergaron 29 y 11 machos en la primavera de 2006. El último *lek* de esta población (*Cobeña*) es el que cuenta con menor número de machos de toda el área de estudio (actualmente sólo con un macho) y ha presentado un claro descenso en sus efectivos del sexo masculino desde 1988 (año en el que se observaron 15 ejemplares) quedando sólo cinco de estos en 1997.



La principal causa de este descenso parece haber sido la construcción de una línea de alta tensión, que actualmente cruza la zona, y que ha supuesto la muerte por colisión de, al menos, 11 machos adultos entre 1996 y 2002 en ese área (Alonso *et al.* 2003b). En época más reciente, la construcción de la autopista de peaje R-2, la autovía M-50 y la carretera M-100, en el entorno de este *lek* y el de *Daganzo*, han contribuido también a la degradación del medio en el *lek* de *Cobeña*. Además, el desarrollo de nuevas urbanizaciones en el término de Paracuellos de Jarama ha destruido también una antigua zona de cría, que existía en el entorno de ambos *leks*. No obstante, exceptuando el pequeño *lek* de *Cobeña*, todos los demás han mostrado una tendencia creciente en los efectivos masculinos (con un incremento de casi un 70%, entre 1998 y 1999, y de un 16% desde este año hasta 2006) resultando dicha tendencia estadísticamente significativa ($r_s=0,68$; $p=0,04$; $N=9$).

Debido a que las hembras ocupan áreas mayores que los machos durante la época reproductora (presentando mayor movilidad en comparación con los individuos del otro sexo) es más difícil hablar de la evolución de los números de hembras asignándolos a los distintos *leks*, ya que, en años en los que los totales son similares, pueden observarse más ejemplares del sexo femenino en unas zonas u otras, dependiendo del diferente uso del espacio a lo largo del día o del diferente uso entre años dentro de cada población local. Tomando la población local como un conjunto, los efectivos de hembras han aumentado en un 40% (desde el mínimo de 1998 con 271, pasando por el máximo de 479 en 2001, y quedando el último conteo de 2006 en 383 ejemplares). Sin embargo, no existe una tendencia de crecimiento significativa ($r_s=0,34$; $p=0,37$; $N=9$). A pesar de que los incrementos mostrados desde 1988 no son del todo reales, debido al desigual esfuerzo de muestreo realizado entre 1988 y 1998, cuando se compara la superficie parcialmente censada en 1988 con su equivalente en 1997 y 1998, se estima un aumento de cerca del 50% en los efectivos en esta población a lo largo de ese período (Alonso *et al.* 2003b). La población experimentó también un crecimiento considerable entre 1998 y 1999 (año en el que se recoge el máximo de la serie) como consecuencia de la excelente productividad registrada en los dos años previos para, a partir de ese momento, situarse en un equilibrio más o menos estable. Esta estabilidad explica que no exista una tendencia clara desde 1998 para el total de la población ($r_s=0,47$; $p=0,21$; $N=9$) (Figura 4.7). Tampoco existe una tendencia en la evolución de la proporción de sexos durante los últimos nueve años ($r_s=-0,40$; $p=0,29$; $N=9$) ya que dicha proporción ha sufrido oscilaciones a lo largo del período de estudio, pero no se ha modificado sustancialmente. La proporción de sexos media calculada para el período 1998-2006 es de 2,4 hembras por macho, uno de los valores más elevados del área de estudio después del constatado para *Valdetorres-Talamanca*.

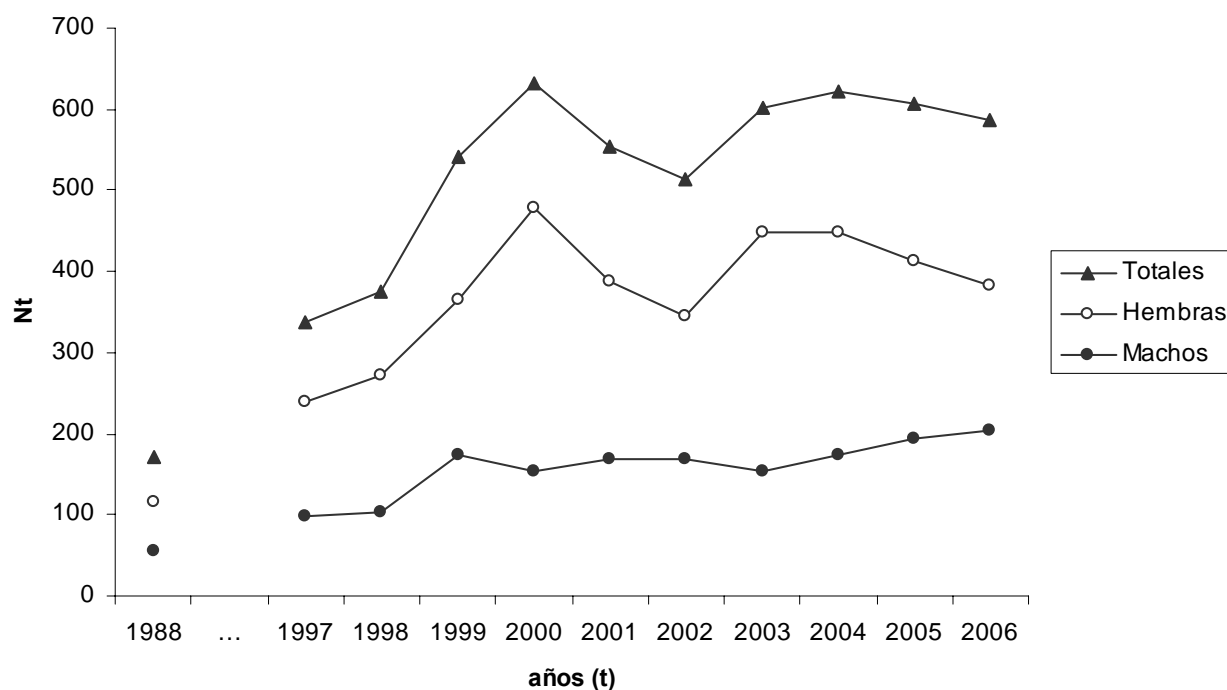


Figura 4.7. Evolución del tamaño de población en *Daganzo-Camarma* desde 1988 a 2006. Las superficies prospectadas en 1988 y 1997 son inferiores a las de años posteriores.

Productividad

De nuevo la productividad aparece como la principal responsable de las oscilaciones en el número de individuos, de forma que uno de los valores más bajos de la serie (0,05 pollos por hembra contados en septiembre del año 2000) se tradujo en un descenso poblacional de los individuos mayores de un año en la primavera de 2002. Como en la mayoría de las poblaciones del área de estudio, la productividad más elevada se registró en 1997 (Figura 4.8), con 0,55 pollos por hembra, presentando esta tasa una elevada variabilidad a lo largo de la serie 1997-2006 ($CV=0,96$). El valor medio de productividad, desde 1997 a 2006, en esta población es de 0,15 pollos/hembra en septiembre. Esta productividad explica el 64% de la variabilidad en los efectivos poblacionales (correlación de Pearson entre la tasa de crecimiento de la población y la productividad correspondiente a un año antes: $r=0,82$; $p=0,01$; $N=8$).

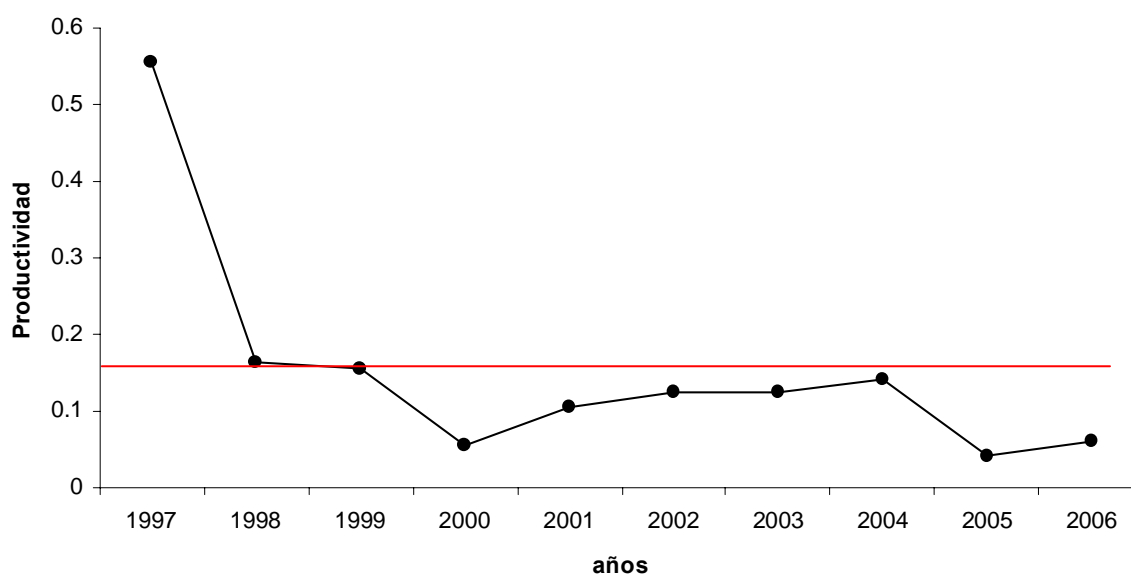


Figura 4.8. Productividad (pollos/hembras en septiembre) registrada en la población de *Daganzo-Camarma* durante el período 1997-2006. La línea roja representa el valor medio de productividad de la población en ese período.

Campo Real

Población reproductora

La población de *Campo Real* se encuentra al sureste de las dos anteriores (a una distancia de éstas de unos 20-30 km), y está situada entre los términos municipales de Campo Real, Pozuelo del Rey y Valdilecha, todos ellos dentro de la provincia de Madrid. El área que ocupa está incluida en la IBA nº 75 (*Alcarria de Alcalá*) (ver Figura 4.15). Esta población no se encuentra dentro de ningún espacio protegido hasta la fecha. Después de *Pinto-Torrejón*, es la segunda población local con menor número de individuos en primavera. Sin embargo, el único *lek* incluido en esta población, es el segundo de mayor tamaño de toda el área de estudio (media interanual, desde 1998 a 2006, de 94 hembras y 46 machos, que suman un total de 140 individuos).

A diferencia de lo que sucedía en las poblaciones descritas anteriormente, las superficies muestreadas en 1988, y en 1997-1998, son muy similares en el caso de *Campo Real*, siendo sólo ligeramente inferiores a las que se prospectaron en años posteriores. Alonso *et al.* (2003b) sugerían un posible incremento desde 1988 hasta 1997 del 10%, ya que la tendencia al aumento parece estar apoyada por el conteo que realizó Gesnatura en 1994. Por tanto, posiblemente los efectivos poblacionales hayan crecido realmente desde 1988 hasta 1999, y los incrementos observados (Figura 4.9) no sean debidos, únicamente, a la mayor

superficie muestreada a partir del año 1998. Desde 1999 se observa una tendencia descendente para el total de la población ($r_s = -0,71$; $p = 0,05$; $N = 8$), que es la que experimenta el sexo femenino (el que más efectivos presenta, debido al sesgo en la proporción de sexos), mientras que los machos muestran un alto grado de estabilidad ($r_s = 0,49$; $p = 0,22$; $N = 8$).

Por otra parte, la población de *Campo Real*, además de área reproductora, constituye también una zona intermedia de paso para ejemplares que se mueven entre otras poblaciones reproductoras del norte de Madrid y áreas de invernada de Toledo. Por eso, las oscilaciones interanuales observadas en los efectivos de esta población deben interpretarse con precaución, puesto que diferencias fenológicas en la migración estacional pueden afectar al número de individuos que se censan en ella cada año (Figura 4.9).

Los efectivos máximos se registraron a comienzos del período (con 169 individuos totales en 1999, 121 de los cuales eran hembras) aunque el mayor número de machos se contó en 2006 (51), con un mínimo de 44 machos mayores de un año en 2001. El número mínimo de hembras, sin embargo, corresponde a los efectivos de 2005, con tan sólo 73 ejemplares. A pesar de los incrementos en la proporción de sexos que tuvieron lugar entre 1999 y 2003 (período para el que la media de dicha proporción fue de 2,4), el descenso en el número de hembras ha hecho que los valores medidos en 2006 sean muy similares a los que se registraron en 1988 (entorno a 2,00).

Productividad

La productividad en esta población es de las más bajas del sistema (media desde 1998 de 0,13 pollos/hembra en septiembre con una variabilidad interanual - CV- de 0,83). A diferencia del resto de poblaciones, en *Campo Real* ha sido el año 2006 el que ha presentado los valores más elevados de productividad (0,35 pollos/hembra en septiembre), cifras más altas que las medidas en 1997 (0,25 pollos/hembra). En esta población no existe relación entre la productividad y la tasa de crecimiento un año después (coeficiente de correlación de Pearson $r = 0,44$; $p = 0,27$; $N = 8$). De nuevo patrones de inmigración-emigración deben jugar un papel importante en la regulación del tamaño de esta población.

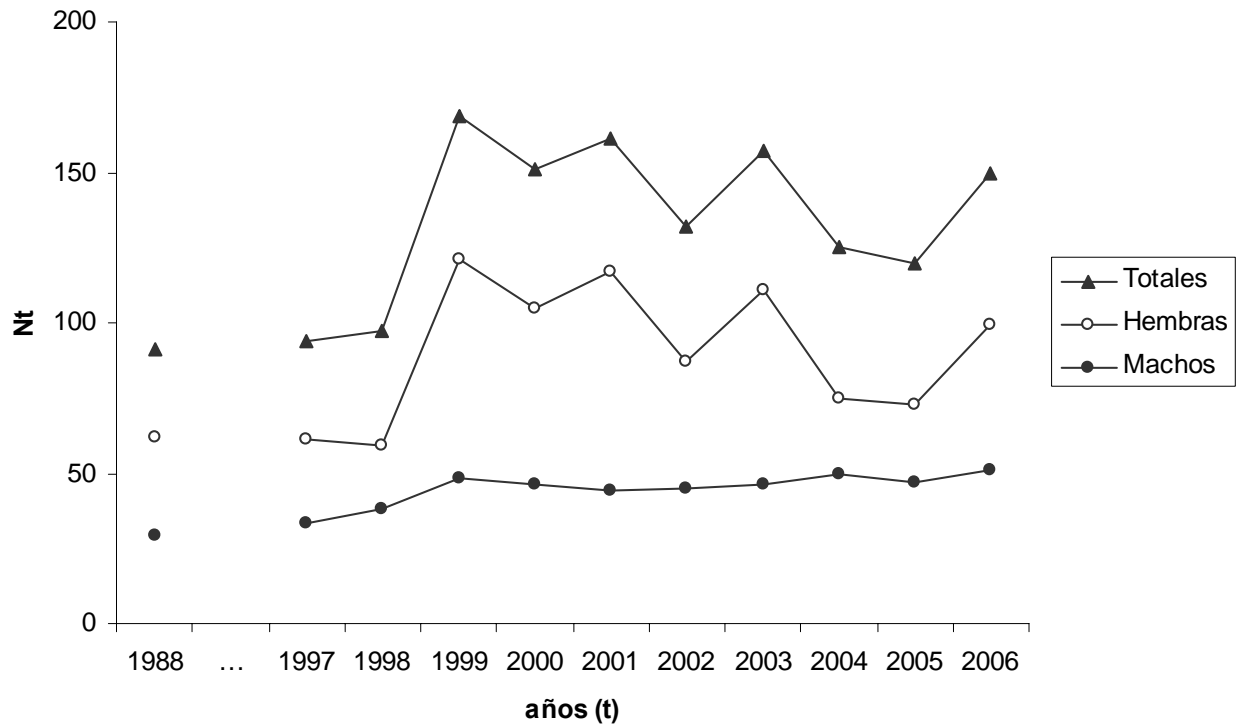


Figura 4.9. Evolución de los efectivos poblacionales de *Campo Real* durante el periodo 1988-2006. Las superficies prospectadas en 1988 y 1997-1998 son ligeramente inferiores a las de años posteriores.

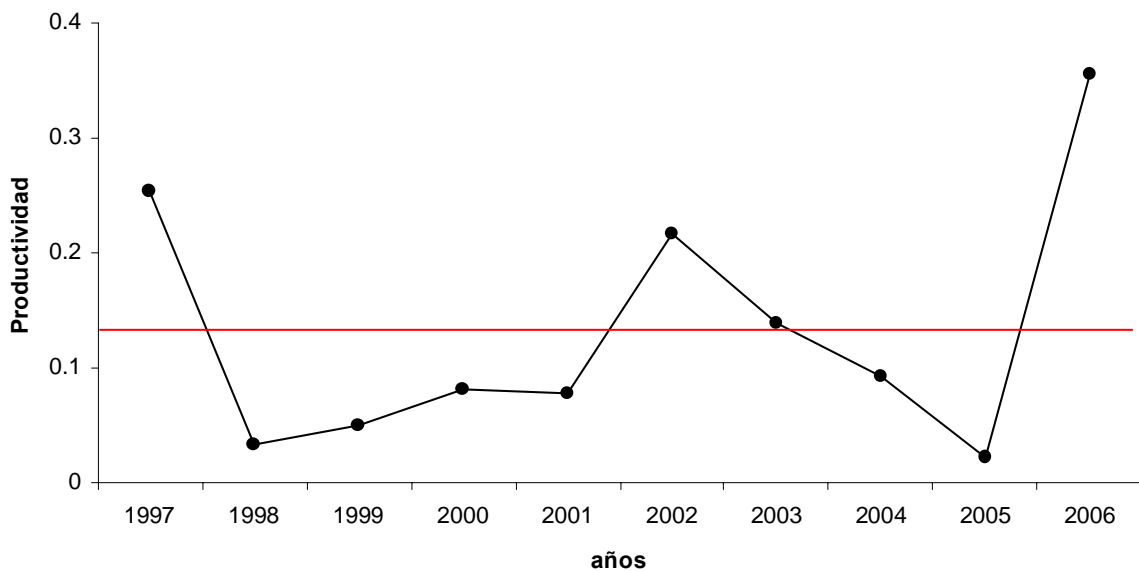


Figura 4.10. Productividad (pollos/hembras en septiembre) registrada en la población de *Campo Real* durante el período 1997-2006. La línea roja representa el valor medio de productividad en ese período.

*Pinto-Torrejón de Velasco*Población reproductora

La población local de *Pinto-Torrejón de Velasco* está comprendida dentro de los términos municipales de Pinto, San Martín de la Vega, Torrejón de Velasco y Valdemoro (en la provincia de Madrid), y Esquivias, Illescas, Seseña y Yeles, en la de Toledo. Está situada al suroeste del área de estudio (a unos 30-40 km de *Daganzo-Camarma*, y 20-30 km de *Campo Real*). Dentro de los términos de Pinto y San Martín de la Vega, la población está contenida en la IBA nº 73 (*Cortados y graveras del Jarama*), en la ZEPA nº 142 (*Cortados y cantiles de los ríos Jarama y Manzanares*), en LIC de las *Vegas, Cuestas y Páramos del Sureste* (ES3110006) y en el Parque Regional del Sureste (Figura 4.15). Contiene tres *leks*: *Pinto*, *Torrejón de Velasco Este* y *Torrejón de Velasco Oeste*, de acuerdo con la notación de Alonso *et al.* (2003b), entre los que no existe continuidad espacial (ver Figura 4.1). También se ha incluido una zona de agregación de hembras (en la que se ha observado algún macho exhibiéndose, y en la que existió cría constatada), situada en el término municipal de Seseña. El hábitat en esta última zona ha sido destruido en época reciente, debido a la construcción de la autopista de peaje R-4, y al uso de gran parte de ese espacio como vertedero de neumáticos, razón por la cual, actualmente, ya no contiene avutardas. En el pasado, las hembras de esta zona debieron de aparearse con machos del vecino *lek* de *Torrejón Este*, que se encontraba a unos 3 km de esta agregación. En el futuro está proyectado que el nuevo Tren de Alta Velocidad (AVE) Madrid-Valencia, cruce también parte de la zona que actualmente ocupa el *lek* de *Torrejón Este*. El *lek* de *Pinto* está incluido dentro de la ZEPA nº142 (*Cortados y cantiles de los ríos Jarama y Manzanares*) y en el Parque Regional de los Cursos bajos de los ríos Jarama y Manzanares, pero los otros dos restantes (incluida la zona ya extinta de Seseña), quedan fuera de cualquier tipo de figura de protección.

Los valores medios de individuos contados en esta zona, entre 1998 y 2006, son de 126 hembras y 66 machos (192 individuos totales). Dentro de la población local, el *lek* de *Pinto* ha experimentado una pérdida de machos desde 1998, aunque los efectivos del sexo masculino debieron de mantenerse más o menos constantes en ese *lek* desde 1988 hasta esa fecha. Sin embargo, este descenso en los machos de *Pinto*, tuvo lugar de manera simultánea a un incremento en los otros dos *leks* que integran la población, por lo que estos machos (o al menos algunos de ellos) no debieron morir, sino que se desplazaron a alguno de los *leks* vecinos (Alonso *et al.*, 2003b). Esto explica que los totales de la población no hayan sufrido grandes oscilaciones en el caso del sexo masculino. Estos intercambios de individuos, entre el *lek* de *Pinto* y los dos *leks* de *Torrejón de Velasco*, también parecen sufrirlos las hembras. Las



marcadas oscilaciones interanuales que se observan cuando se consideran los totales de la población local (Figura 4.11) no deben de ser producto, exclusivamente, de cambios en el tamaño de población en el caso de las hembras, sino que posiblemente se trate de infraestimas en los conteos de algunos años, debido a que las hembras tienen una distribución espacial menos localizada que los machos en primavera y, en estas zonas, por sus características espaciales, es más difícil obtener valores precisos de tamaño poblacional. Si obviamos las oscilaciones observadas, los efectivos poblacionales actuales son muy similares a los que había en esta población hace diez años, por lo que, a diferencia del resto de poblaciones locales, las avutardas de *Pinto-Torrejón* no han experimentado un aumento significativo de su número (a excepción de *Fuentidueña-Estremera*, como veremos más adelante). Esto queda reflejado en la ausencia de una tendencia estadísticamente significativa en la población desde 1998: $r_s=0,38$; $p=0,61$; $N=9$).

Aunque la proporción de sexos ha aumentado desde 1988 (1,67 hembras por macho hasta las 2,4 observadas en 2006) la tendencia desde 1998 no ha resultado ser significativo ($r_s=0,20$; $p=0,61$; $N=9$).

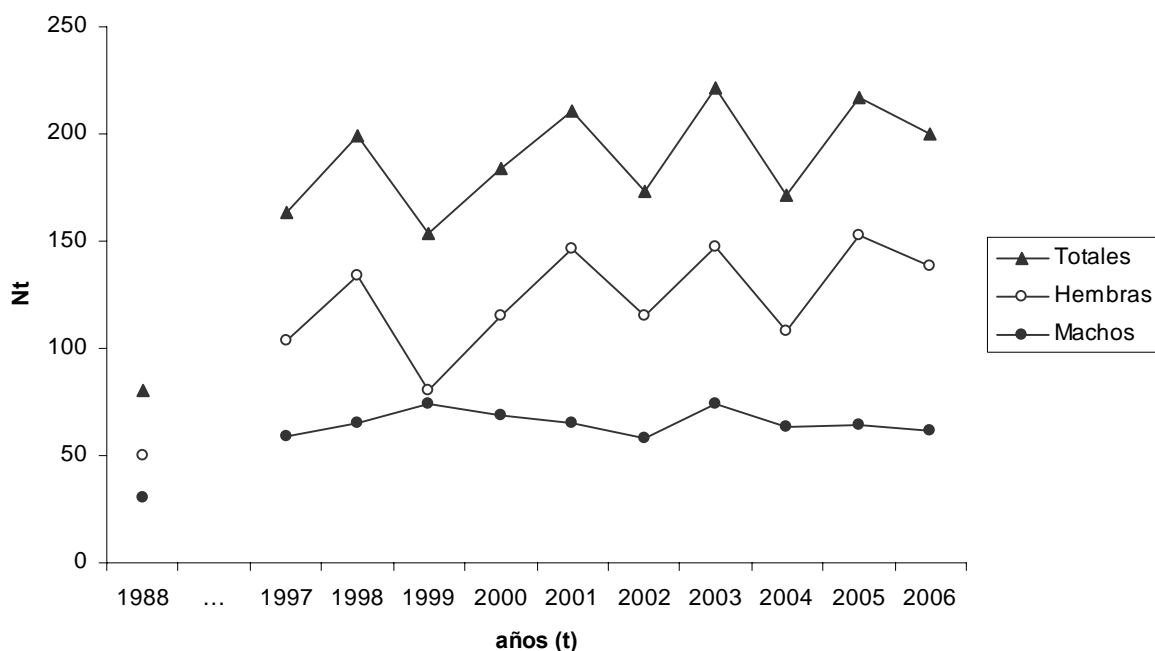


Figura 4.11. Evolución de los efectivos poblacionales de *Pinto-Torrejón* durante el periodo 1988-2006. El lek de Torrejón de Velasco Oeste no se censó hasta el año 1998.

Productividad

Los valores de productividad de la población de *Pinto-Torrejón* están entre los más altos registrados en el área de estudio (0,21 pollos por hembra en septiembre), aunque su variabilidad entre años es del 100% (ver Tabla 4.2) porque, a pesar de que en 1997 la productividad fue muy elevada, el resto de años ha presentado unos valores bastante más moderados (Figura 4.12). Sin embargo, no existe relación entre esta productividad y la tasa de crecimiento poblacional en el año posterior (coeficiente de correlación de Pearson $r = -0,48$; $p = 0,22$; $N = 8$). La razón de esta ausencia de correlación es la falta de crecimiento poblacional observado, a pesar de las altas productividades, que refleja una cesión de individuos a otras zonas a través de emigración. Estas tasas de emigración deben ser causadas por la pérdida de hábitat que ha sufrido esta población local desde 1988. La construcción de un vertedero en el área correspondiente al *lek* de *Pinto*, muy próximo al área de exhibición de los machos y, en tiempo más reciente, la ampliación de este vertedero, la nueva autopista R-4, y la utilización de parte del área ocupada por la especie en el municipio de Seseña como un depósito de neumáticos, han supuesto una pérdida de hábitat que aún no ha terminado. La expansión urbanística del pueblo de Seseña, y la construcción de la nueva línea férrea de alta velocidad (AVE Madrid-Valencia) son las principales amenazas a las que se enfrenta el hábitat de esta población en un futuro inmediato.

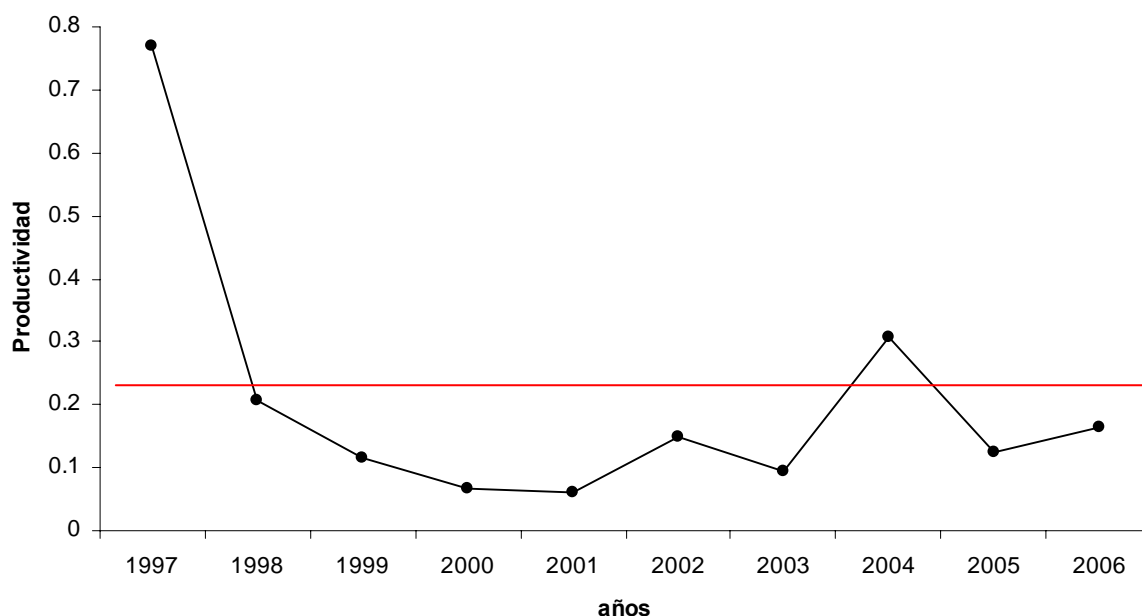


Figura 4.12. Productividad (pollos/hembras en septiembre) registrada en la población de *Pinto-Torrejón* durante el período 1997-2006. La línea roja representa el valor medio de productividad de esta población en ese período.

*Fuentidueña de Tajo-Estremera*Población reproductora

La población de *Fuentidueña-Estremera* se sitúa al sureste del área de estudio, a unos 20km de la población de *Campo Real*, y alrededor de 50km del resto de poblaciones locales anteriormente descritas. Se localiza dentro los términos municipales de Brea de Tajo, Estremera y Fuentidueña de Tajo (en la provincia de Madrid) y el término de Almoguera, en la vecina provincia de Guadalajara. Se trata de dos *leks* distintos, *Estremera* y *Fuentidueña* (ver Figura 4.1), cuyas áreas censadas en 1988 sí son similares a las muestreadas en años posteriores. Está población no está incluida dentro de ninguna figura de protección. Los dos *leks* que la componen han experimentado una evolución diferente. Desde el año 1988 hasta la actualidad, el *lek* de *Fuentidueña* ha sufrido una pérdida de más de la mitad de los machos con los que contaba en ese año (57%). Por el contrario, en el otro *lek* el número de machos se ha visto duplicado, prácticamente, desde 1988 hasta la actualidad. Este comportamiento es muy similar al observado en las hembras del *lek* de *Estremera*, que también se han duplicado desde 1988. Sin embargo, las hembras en *Fuentidueña*, después de disminuir en más de la mitad de sus efectivos iniciales hasta el año 2000, iniciaron una recuperación hasta alcanzar, en el presente, tamaños similares a los registrados en 1988. En general, los incrementos en un *lek* han tenido lugar en los mismos períodos de tiempo que los descensos experimentados por el otro *lek*, por lo que es fácil suponer que, al menos algunos de los individuos que no se contabilizaron en el *lek* de *Fuentidueña*, se encontraban en *Estremera*. Estas disminuciones en el *lek* de *Fuentidueña* podrían estar asociadas al establecimiento de cultivos de regadío (maizales) y a la construcción de un nuevo centro penitenciario en el área ocupada por dicho *lek* en los últimos diez años (Alonso *et al.* 2003b), lo que habría reducido el hábitat disponible para la especie en este área.

Considerando el conjunto de la población, el máximo tuvo lugar en la primavera de 1988 (57 hembras y 31 machos) mientras que los mínimos se registraron en 1999 (con 36 machos y 12 hembras). El bajo número de hembras que ocupa esta población hace que los errores de muestreo resulten más acusados, por lo que las variaciones interanuales que se muestran en la Figura 4.13 no son atribuibles exclusivamente a cambios demográficos. Correlaciones de Spearman para los efectivos de machos y hembras desde 1997, no muestran ninguna tendencia poblacional estadísticamente significativa ($r_s=0,53$; $p=0,11$; $N=10$ para las hembras y $r_s=-0,35$; $p=0,32$; $N=10$ para los machos).

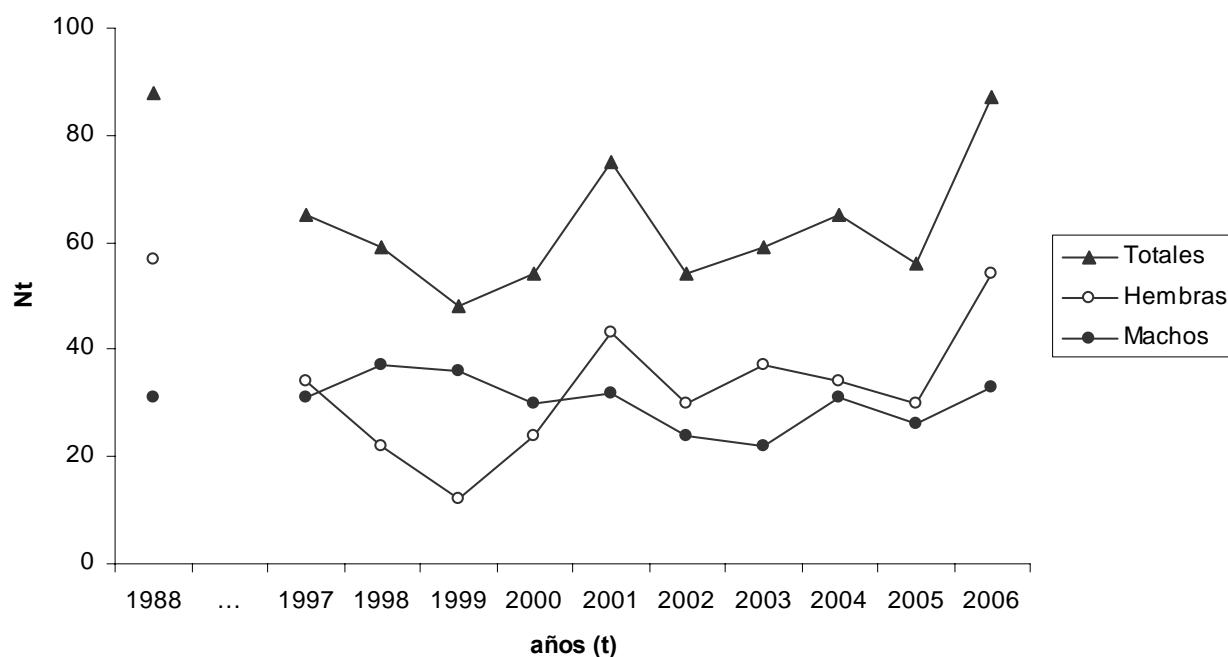


Figura 4.13. Evolución de los efectivos poblacionales de *Fuentidueña-Estremera* durante el periodo 1988-2006.

La población de *Fuentidueña-Estremera* es la que presenta los valores más bajos de proporción de sexos (media de 1,1 desde 1997), ya que existen menos hembras, en relación al total de machos, en comparación con el resto de poblaciones. A pesar de la tendencia a la recuperación de los efectivos femeninos, después del descenso observado hasta el año 2000, las proporciones de sexos observadas en la actualidad son, incluso, inferiores a las que se registraron en 1988 (1,15 en 2006 frente a las 1,84 hembras por macho de 1988).



Productividad

Al igual que observábamos en la población de *Pinto-Torrejón*, las productividades en *Fuentidueña-Estremera* son de las más altas del sistema (media para el período 1997-2006 de 0,25 pollos/hembra; Tabla 4.2), a pesar de lo cual, no se está produciendo en ella un incremento poblacional significativo. Esto queda reflejado en la ausencia de relación estadísticamente significativa entre la productividad y la tasa de crecimiento del período posterior: $r=-0,50$; $p=0,21$; $N=8$. De este modo, los individuos nacidos en esta población deben de abandonarla, en su mayor parte, para establecerse en otras poblaciones. La razón de esta salida de individuos podría radicar en la degradación del hábitat en ella, mencionada previamente, así como a la existencia de una mayor mortalidad juvenil en esta zona. La dinámica interanual en la productividad en esta población es bastante similar a la del resto de poblaciones (ver apartados siguientes), de manera que el año de máxima productividad (0,83 pollos por hembra) resultó ser 1997. Aunque la productividad media es elevada, su variabilidad también lo es ($CV=0,95$), debido a la alta productividad del año 1997, presentando en el resto de años unos valores más moderados (Figura 4.14).

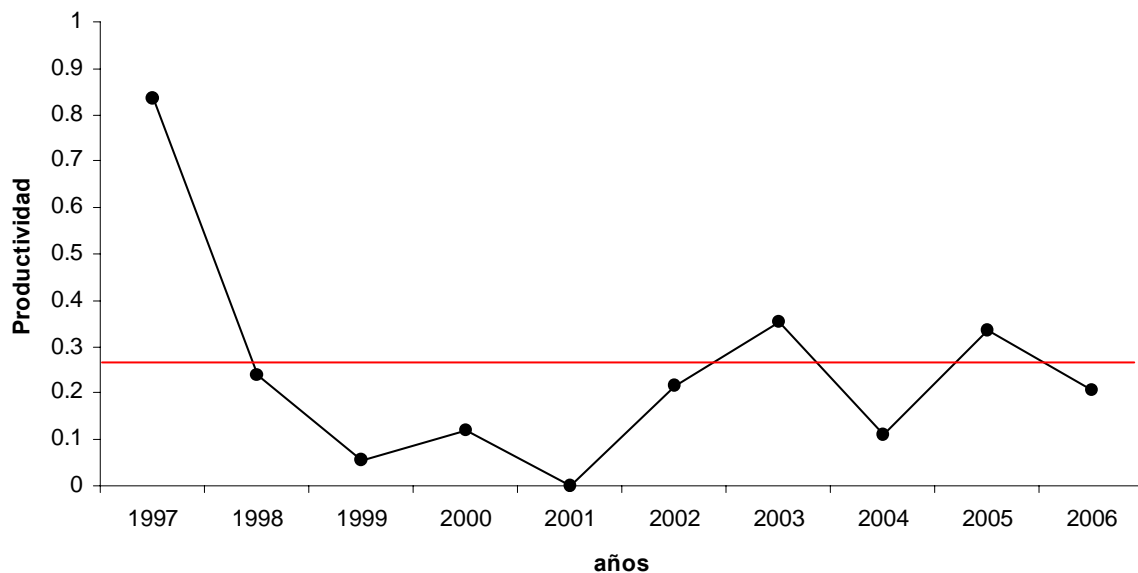


Figura 4.14: Productividad (pollos/hembras en septiembre) registrada en la población de *Fuentidueña-Estremera* durante el período 1997-2006. La línea roja representa el valor medio de productividad en la población durante ese período.

Aranjuez

Población reproductora

La población de Aranjuez, al sur del área de estudio, se encuentra a una distancia mínima de 20 km de *Pinto-Torrejón de Velasco*, siendo *Campo Real* la siguiente población más cercana, a unos 50 km. Su superficie queda englobada dentro de la ZEPA nº 119 de los *Carrizales y sotos de Aranjuez*, de la IBA nº 72 del mismo nombre y, al igual que la población de *Pinto-Torrejón*, del LIC *Vegas, Cuestas y Páramos del Sureste* (ES3110006) (ver Figura 4.15).

Esta población se censó por primera vez en el año 2004. La decisión de ampliar la superficie que se había estado censando hasta el año 2003 estuvo determinada por la aparición de nuevos datos de presencia de la especie dentro del área de estudio. En el año 2000, una hembra que había sido marcada cuando era un pollo del año en *Valdetorres-Talamanca*, realizó un intento de cría en esta zona. Las visitas realizadas durante el mes de mayo de ese año para el control de dicha hembra mostraron que había también presencia de, al menos, un macho y tres hembras más de la especie. Posteriormente, en el Anuario Ornitológico de Madrid de 2003 apareció una observación de avutardas a mediados de febrero también en esa zona (J. Pinilla/SEO-Monticola). Esta segunda observación es la que hizo sospechar que existía presencia en esta área no sólo durante la época de nidificación, sino a lo largo el período de apareamiento previo. A través de una comunicación personal con el autor de la observación se concretó la localización del avistamiento, prospectándose por primera vez esta población durante el censo realizado en marzo de 2004. Esta prospección permitió el descubrimiento de dos nuevos *leks* (*Aranjuez 1* y *Aranjuez 2*) dentro de los límites de la Comunidad de Madrid, en el sur del término municipal de Aranjuez y, únicamente en el caso de *Aranjuez 2*, también parcialmente dentro de la provincia de Toledo (ver Figura 4.1). Las medias de los tres años censados hasta la fecha muestran que dichos *leks* contienen 7 machos y 34 hembras, y 21 machos y 34 hembras mayores de un año (considerando todos los ejemplares censados en Madrid y Toledo), respectivamente. La corta serie de datos existente para esta población no permite todavía hablar de tendencias. Sin embargo, las oscilaciones en el número de individuos contados en diferentes épocas del año parecen indicar que estos ejemplares deben desplazarse con frecuencia a áreas dentro de la provincia de Toledo, por lo que deben de estar en contacto con poblaciones vecinas localizadas en dicha provincia, y que distan entre 10-15 km de estas zonas de Aranjuez (de acuerdo con datos del censo de Avutarda Común en Castilla La Mancha; ETI 1994).



Productividad

Además de lugar de reproducción la población de *Aranjuez* parece ser también un buen lugar de cría, con productividades por encima de la media dentro el área de estudio (productividad media, para el período 2004-2006, de 0,76 pollos por hembra), aunque hay que tener en cuenta que el bajo número de hembras contado en septiembre en esta población puede estar indicando que es utilizado únicamente por hembras que están criando, habiéndose infraestimado las hembras que han perdido la puesta o el pollo porque habrían abandonado ya la zona prospectada. Es necesario ampliar la serie anual en esta población para conseguir un conocimiento mejor del uso que hacen las avutardas de ella.

Navalcarnero

La teoría clásica de metapoblaciones habla del establecimiento de un equilibrio de extinciones-recolonizaciones dentro del sistema metapoblacional, que permite la persistencia del sistema global a pesar de las extinciones locales que puedan tener lugar dentro de él. Antes de los años 80, en la zona suroeste del área de estudio existía una población local más, dentro el término municipal de Navalcarnero. Esta población (constituida por un *lek*) se extinguió en la década de los 80, probablemente a causa de una excesiva presión cinegética (Domínguez & Vigal 1982). Por esta razón el hábitat en la zona debe ser aún potencialmente adecuado para la avutarda ya que, al parecer, la especie no desapareció como consecuencia de una degradación del medio.

Por otra parte, trabajos previos (Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001) han demostrado la existencia de hábitat potencialmente utilizable por la especie que permanece desocupado por razones de fidelidad a los lugares de reproducción y por la actuación de una atracción coespecífica. En el capítulo 6 de esta misma Memoria, se evalúa si el lugar que ocupó la población de Navalcarnero es todavía adecuado para mantener una población de la especie y se identifican otros parches de hábitat potencialmente ocupables que han permanecido vacíos hasta la fecha. Aunque no se haya registrado el establecimiento de nuevos lugares de reproducción en el área de estudio durante los últimos diez años, por las razones anteriormente expuestas, el crecimiento de la población que se ha observado en, prácticamente, todas las poblaciones del sistema, hace pensar que las capacidades de carga de las poblaciones actualmente ocupadas pueden llegar a alcanzarse, lo que obligaría a los jóvenes a ocupar nuevas zonas. La zona de Navalcarnero, y otras con hábitat adecuado constituyen, por tanto, parches de hábitat potencial vacíos que la especie podría colonizar en el futuro.

Otras zonas

A lo largo de los más de diez años de trabajo de campo, desarrollados en el área de estudio, se han localizado también avutardas en otros términos municipales de Madrid (Villaconejos, Colmenar de Oreja, Villamanrique de Tajo, Loeches, Torres de la Alameda, San Fernando de Henares). Sin embargo, estos bandos vistos en otras zonas, por tratarse de números bajos de individuos, muchas veces fuera de época reproductora y, en caso de ser localizaciones primaverales, con ausencia de machos adultos que estuvieran delatando la presencia de otros *leks*, no se han considerado en este trabajo. En la mayoría de los casos debe tratarse de hembras que se han alejado de los lugares de *lek* para nidificar, o de individuos que están realizando sus movimientos estacionales o dispersivos y utilizan estos lugares como escala, hasta alcanzar su destino en un *lek*.

Mención especial merece una localización en la que sí que se han avistado machos adultos en primavera. En el término municipal de Aranjuez, al norte de la población del mismo nombre descrita anteriormente, y dentro de los límites de la ZEPA nº 119 de los *Carrizales y sotos de Aranjuez* (ver Figura 4.1; *lek* nº 17), se han encontrado avutardas durante el mes de marzo, en distinto número, desde 1999. Así, en el año 2000 se contaron 3 machos y 11 hembras. Pero el año anterior sólo se habían registrado 2 machos, y en el posterior tan sólo 12 hembras. Desde entonces sólo se ha avistado 1 macho y 1-2 hembras, por lo que en este estudio no se ha considerado una población estable, sino individuos procedentes de poblaciones cercanas madrileñas o, más probablemente, toledanas.

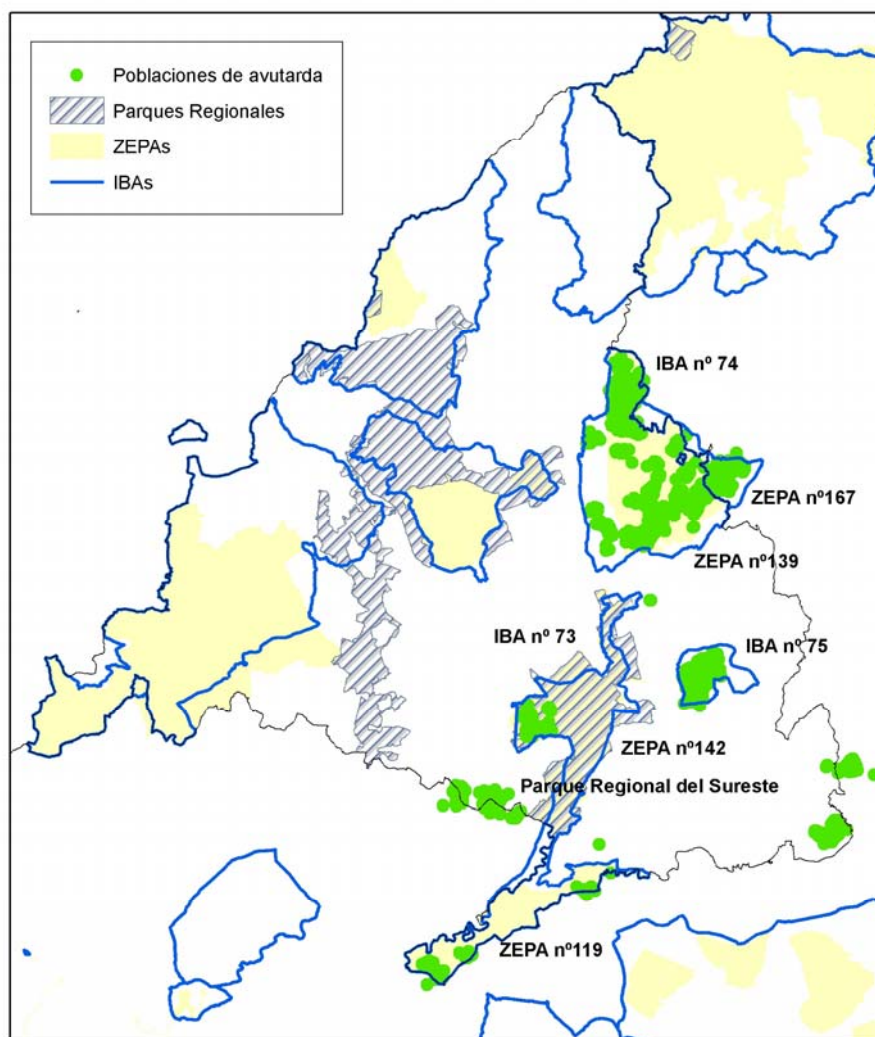


Figura 4.15. Espacios protegidos que afectan a las poblaciones de avutarda en el área de estudio.

ZEPA nº 119 (*Carrizales y sotos de Aranjuez*)
ZEPA nº 139 (*Estepas cerealistas de los ríos Jarama y Henares*)
ZEPA nº 142 (*Cortados y Cantiles de los Ríos Jarama y Manzanares*)
ZEPA nº 167 (*Estepas cerealistas de la campiña*)
IBA nº 73 (*Cortados y graveras del Jarama*)
IBA nº 74 (*Talamanca-Camarma*)
IBA nº 75 (*Alcarria de Alcalá*)

Tasas de crecimiento y denso-dependencia

A partir de los cambios anuales observados en los tamaños de población (R_t), se estimó la posible influencia del número de ejemplares presentes en primavera sobre la tasa de crecimiento poblacional.

Tomando las series anuales desde 1998 (primer año en el que se prospectaron las superficies censadas actualmente) hasta 2006 (sin incluir los valores para la población de *Aranjuez*, que sólo se censó durante los años 2004-2006), no se observa una relación exponencial significativa entre la tasa de crecimiento y los efectivos poblacionales de la primavera anterior, en ninguna de las poblaciones locales estudiadas (p-valor en todos los casos superior a 0,47; Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Resultados de la regresión exponencial negativa entre la tasa de crecimiento de cada población local, calculada como una media geométrica de acuerdo con Açakaya (2005) (ver apartado de metodología) y el número de ejemplares en cada primavera.

<i>Población</i>	<i>R</i>	<i>F</i> _(1,5)	<i>p-valor</i>
<i>Valdetorres-Talamanca</i>	0,114	0,066	0,808
<i>Daganzo-Camarma</i>	-0,274	0,406	0,552
<i>Campo Real</i>	0,324	0,587	0,478
<i>Pinto-Torrejón</i>	-0,263	0,371	0,569
<i>Fuentidueña-Estremera</i>	-0,086	0,037	0,855

Sincronía espacial

La sincronía espacial existente entre pares de poblaciones se midió, por un lado, a partir de coeficientes de correlación de las productividades locales anuales y, por otro, a partir de coeficientes de correlación entre tasas de crecimiento locales. Los resultados del coeficiente de correlación de Pearson entre pares de poblaciones (r) aparecen en la Tabla 4.4 y 4.5, y en la Figura 4.16. Salvo el caso de la población de *Campo Real*, la sincronía en la productividad entre poblaciones locales es elevada. No se observan diferencias significativas en las productividades de las distintas poblaciones locales (resultados del ANOVA simple: $F_{(4,45)}=1,33$; $p=0,27$), a excepción de *Valdetorres-Talamanca* y *Fuentidueña-Estremera*, que presentan la productividad más baja (0,09 pollos/hembra) y más alta (0,25 pollos/hembra), respectivamente, dentro del sistema de estudio (el Test LSD de Fisher proporciona para estas dos poblaciones un p -valor=0,04).



Se detectó una relación exponencial negativa entre los coeficientes de correlación y la distancia en el caso de las tasas de crecimiento ($r=-0,55$; $F_{1,8}=3,50$; $p=0,098$; $N=10$), pero no se encontró relación en el caso de la distancia y la productividad (Figura 4.17). Cuando se toman tasas de crecimiento separando los efectivos de uno y otro sexo, se observa una relación inversa entre la distancia y la correlación en las tasas de crecimiento entre pares de poblaciones en el caso de los machos ($r=-0,59$; $F_{1,8}=4,22$; $p=0,070$; $N=10$), pero dicha relación no existe cuando se consideran sólo las hembras ($r=-0,38$; $F_{1,8}=1,37$; $p=0,28$; $N=10$).

Por tanto, parece que el efecto de la distancia influye más como un factor de aislamiento geográfico (limitando las probabilidades de dispersión) que causando diferencias ambientales que incidan de diferente modo en la productividad a lo largo del rango geográfico de estudio (o al menos de la productividad, que es la tasa estudiada y que presenta una variabilidad interanual mayor).

Tabla 4.4. Coeficientes de correlación de Pearson entre las tasas de crecimiento (R_t ; Schtickzelle & Baguette 2004; ver metodología) de hembras, machos y totales, en las diferentes poblaciones durante 1998-2006. En negrita se indican aquellas correlaciones que resultaron significativas a un nivel de $p<0,05$.

<i>R_t</i>	<i>Camarma</i>			<i>Campo Real</i>			<i>Pinto</i>			<i>Fuentidueña</i>			<i>Valdetorres</i>		
	♂♂	♀♀	Tot	♂♂	♀♀	Tot	♂♂	♀♀	Tot	♂♂	♀♀	Tot	♂♂	♀♀	Tot
CA	1,00	1,00	1,00	0,81	0,48	0,71	0,21	0,07	-0,06	0,15	-0,07	-0,35	0,57	0,24	0,33
CR	0,81	0,48	0,71	1,00	1,00	1,00	0,18	-0,35	-0,25	0,33	-0,18	0,01	0,72	0,33	0,43
P	0,21	0,07	-0,06	0,18	-0,35	-0,25	1,00	1,00	1,00	-0,43	0,40	-0,09	0,40	-0,69	-0,65
F	0,15	-0,07	-0,35	0,33	-0,18	0,01	-0,43	0,40	-0,09	1,00	1,00	1,00	-0,10	-0,15	0,03
VA	0,57	0,24	0,33	0,72	0,33	0,43	0,40	-0,69	-0,65	-0,10	-0,15	0,03	1,00	1,00	1,00

CA: Camarma; CR: Campo Real; P: Pinto; F: Fuentidueña; VA:Valdetorres

Tabla 4.5. Coeficientes de correlación de Pearson entre las productividades (pollos/ hembras contados en censos de septiembre) de las diferentes poblaciones durante 1997-2006. En negrita se indican aquellas correlaciones que resultaron significativas a un nivel de $p<0,05$. $N=10$.

<i>Productividad</i>	<i>Camarma</i>	<i>Campo Real</i>	<i>Pinto</i>	<i>Fuentidueña</i>	<i>Valdetorres</i>
<i>Camarma</i>	1,00	0,31	0,94	0,81	0,87
<i>Campo Real</i>	0,31	1,00	0,39	0,40	0,25
<i>Pinto</i>	0,94	0,39	1,00	0,83	0,90
<i>Fuentidueña</i>	0,81	0,40	0,83	1,00	0,60
<i>Valdetorres</i>	0,87	0,25	0,90	0,60	1,00

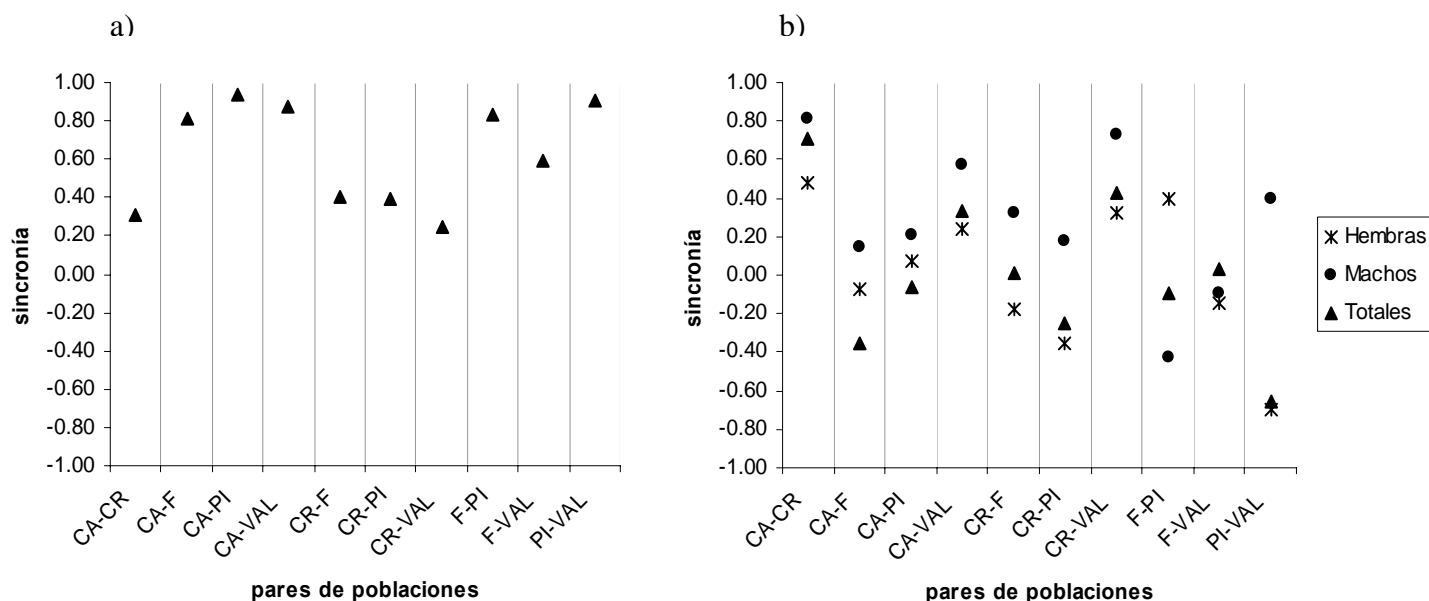
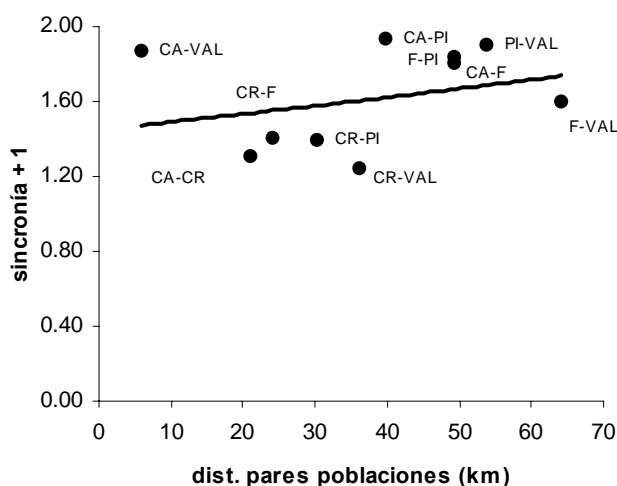


Figura 4.16. Grado de sincronía (medido a través del coeficiente de correlación de Pearson entre pares de poblaciones locales) para a) la productividad (pollos/hembras) medida en septiembre y b) tasas de crecimiento poblacionales (R_t) en primavera. Las poblaciones locales son: CA: Daganzo-Camarma; CR: Campo Real; F: Fuentidueña-Estremera; PI: Pinto-Torrejón; VAL: Valdetorres-Talamanca.

a) $R^2 = 0,089$;
 $F_{1,8}=0,79$;
 $p = 0,401$



b) $R^2 = 0,304$;
 $F_{1,8}=3,50$;
 $p = 0,098$

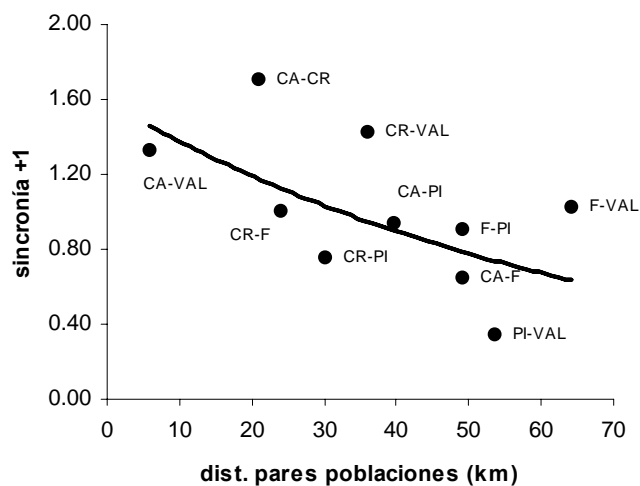


Figura 4.17. Regresión negativa exponencial de la distancia entre pares de poblaciones locales y a) el coeficiente de correlación en la productividad y b) la tasa de crecimiento, entre pares de poblaciones locales. Las poblaciones locales son: CA: Daganzo-Camarma; CR: Campo Real; F: Fuentidueña-Estremera; PI: Pinto-Torrejón; VAL: Valdetorres-Talamanca.

Como algunas correlaciones entre tasas de crecimiento presentaron un signo negativo, se sumó una unidad a todos los coeficientes para poder realizar el ajuste exponencial.



Comportamiento de la metapoblación y perspectivas futuras

El conjunto de la metapoblación experimentó un considerable crecimiento entre 1988 y 1999 (Alonso *et al.* 2004). Desde este último año y hasta la actualidad, la tendencia poblacional ha sido hacia la estabilidad, aunque con un moderado crecimiento. Sin embargo, los cambios observados en los tamaños poblacionales no han afectado por igual a machos y a hembras. En general, se observa que el crecimiento es siempre más acusado en el caso del sexo femenino. La mortalidad natural sexualmente diferencial (Martín *et al.* 2007; capítulo 5 de la presente memoria), que provoca un sesgo en la proporción de sexos a favor de las hembras, parece verse potenciada en estas poblaciones de Madrid y alrededores en comparación con otras poblaciones con un mejor estado de conservación (véase por ejemplo Villafáfila, en Zamora; Alonso *et al.* 1990c). Esto queda reflejado en la mayor proporción de sexos encontrada en nuestra área de estudio, habiéndose incrementado esta proporción en casi todas las poblaciones locales durante los últimos 18 años.

La estabilidad reciente en las tendencias de la metapoblación podría estar causada por una densidad elevada que hubiera producido algún tipo de regulación denso-dependiente, a través de un aumento en la mortalidad juvenil o adulta, un incremento en la edad de primera reproducción o una reducción en las tasas reproductoras de las hembras adultas (ver Eberhardt 2002). Sin embargo, a pesar de que se ha suavizado la tendencia positiva presente en la década de los 80, en la actualidad no parece haberse llegado aún a una situación de saturación próxima a la capacidad de carga del sistema. Por un lado, la serie anual desde 1998 de tasas de crecimiento no mantiene relación con el número de ejemplares en la primavera del año anterior en ninguna de las poblaciones locales, aunque no han podido considerarse años previos (por la desigualdad en la superficie censada) en los que los tamaños poblacionales eran inferiores y las productividades más elevadas. Por otro lado, las altas productividades observadas en 1996 y 1997 no parecen ser fruto de la menor densidad de avutardas que existía en la metapoblación en esos años. Cuando atendemos a los datos de la serie de productividades desde 1988 a 2006 (que son comparables entre sí porque representan una medida relativa de pollos/hembra) se aprecia que los bajos niveles de productividad registrados en los últimos 8 años son similares a los que se encontraron en los meses de septiembre de 1988 y 1989, así como en 1995. Por tanto, las elevadas productividades que se observaron en 1996 y 1997 no deben de deberse a efectos denso-dependientes producidos por una menor densidad poblacional, sino que se trataría de años de productividad excepcionalmente buenos que tienen lugar sólo cada cierto tiempo y bajo determinadas condiciones ambientales favorables. Además, otros estudios sobre selección de hábitat muestran que existe hábitat adecuado para la especie dentro del área de estudio

que aún está sin ocupar: Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001) apoyando también el hecho de que la metapoblación no haya alcanzado aún la capacidad de carga del medio. Por todo ello es esperable que, en el futuro, pueda producirse otro año de alta productividad que vuelva a incrementar de manera significativa los tamaños poblacionales. Aunque los datos correspondientes a septiembre de 2007 no han sido analizados en esta Memoria, el elevado número de pollos registrado en este año viene a corroborar que los años de buena productividad tienen lugar de manera periódica dentro del área de trabajo.

Las productividades registradas a lo largo del período de estudio son bajas, a pesar de lo cual, las tasas de crecimiento de la población son positivas. Aunque no puede descartarse la entrada de nuevos ejemplares desde poblaciones exteriores al sistema de estudio (como las existentes en Guadalajara o Toledo), los números de pollos avistados durante los censos de septiembre son sólo estimativos, y deben considerarse como medidas relativas que permiten comparaciones válidas entre zonas y entre años, pero no son una muestra absoluta del número de jóvenes nacidos en una población. Las hembras que se cuentan en septiembre son siempre considerablemente inferiores a las registradas durante la primavera en todas las poblaciones, ya que durante este mes pueden aún permanecer en zonas de cría alejadas de los lugares habituales con presencia de la especie, manteniéndose aún sin integrar en bandos. Esta es la causa de que los datos de septiembre sean muestreos y no censos propiamente dichos.

Comportamiento de las poblaciones locales

Cuando abandonamos la escala de la metapoblación y atendemos a cada una de las poblaciones del sistema por separado, se observa que el comportamiento de las poblaciones locales no ha sido uniforme. Mientras que *Valdetorres-Talamanca*, *Daganzo-Camarma* y *Campo Real* han experimentado notables aumentos en sus efectivos desde 1988, *Fuentidueña-Estremera* ha sufrido una disminución de sus ocupantes (aunque actualmente su población parece estar recuperándose). La población de *Pinto-Torrejón* se ha mantenido bastante estable desde 1997, experimentando un descenso en sus efectivos durante el último año de estudio. Las principales causas de ausencia de crecimiento, o incluso descenso, en estas poblaciones parece ser la pérdida del hábitat que se ha producido en ellas. Esta degradación del medio estepario amenaza también a otras poblaciones dentro de la metapoblación (nuevas urbanizaciones, vallado de fincas y abandono de los cultivos en *Daganzo-Camarma* y en *Valdetorres-Talamanca*, así como la ampliación de una gravera en esta última; proyecto de construcción de un nuevo aeropuerto en *Campo Real*), e incluso sigue produciéndose en aquellas que presentan una situación más delicada (construcción de un nuevo centro penitenciario en *Fuentidueña-Estremera*; ampliación del vertedero de residuos sólidos urbanos, construcción de una



nueva autopista, una línea de tren de alta velocidad y expansión de urbanizaciones en la población de *Pinto-Torrejón*).

Los cambios en los tamaños de población se correlacionan con las productividades en el caso de la población de *Daganzo-Camarma*, no ocurre así para el resto de poblaciones locales. Aunque la relación entre la productividad y la tasa de crecimiento que experimentan *Valdetorres-Talamanca* y *Campo Real* no son significativas, tienen signo positivo. Por el contrario, la relación en el caso de *Pinto-Torrejón* y de *Fuentidueña-Estremera*, aunque tampoco resulta significativa, presenta signo negativo. En las dos primeras poblaciones hay un crecimiento por encima del que la productividad por sí sola explicaría, mientras que en las últimas, la productividad debería haber supuesto aumentos, y no descensos poblacionales. Entra en juego la dispersión que, junto con las tasas de natalidad y de mortalidad, es responsable de la dinámica de las poblaciones (Baguette & Schtickzelle 2006). Las poblaciones de *Valdetorres-Talamanca* y *Campo Real*, deben de estar recibiendo individuos de otras poblaciones, mientras que *Pinto-Torrejón* y *Fuentidueña-Estremera*, deben de estar actuando como fuentes de individuos, de manera que se produzcan esos balances finales.

Distancia y dispersión

Cuando se relaciona mediante una función exponencial negativa la probabilidad de dispersión (número de ejemplares que se dispersan a una determinada clase de distancia) con las clases de distancia que separan las localizaciones de nacimiento y establecimiento de cada individuo, los resultados son estadísticamente significativos a un nivel del 5%, tanto para los totales como para los machos por separado, pero no en el caso de las hembras ($R^2=0,44$; $F_{(1, 8)}= 6,23$; $p=0,04$ para los totales; $R^2=0,62$; $F_{(1, 8)}= 13,28$; $p=0,007$ en el caso de los machos y $R^2=0,27$; $F_{(1, 8)}= 2,93$; $p=0,12$ cuando sólo se consideran las hembras).

Sin embargo, la regresión entre la probabilidad de dispersión y la distancia en el caso de la función potencial inversa, resultó altamente significativa, y con una varianza explicada muy superior a la producida por el anterior ajuste negativo exponencial, siendo todos los resultados significativos estadísticamente para $p<0,05$ ($R^2=0,79$; $F_{1, 8}= 29,89$; $p=0,0006$ para los totales; $R^2=0,89$; $F_{1, 8}= 64,97$; $p=0,00004$ en el caso de los machos y $R^2=0,60$; $F_{1, 8}= 11,94$; $p=0,008$ cuando sólo se consideran las hembras; ver Figura 4.18).

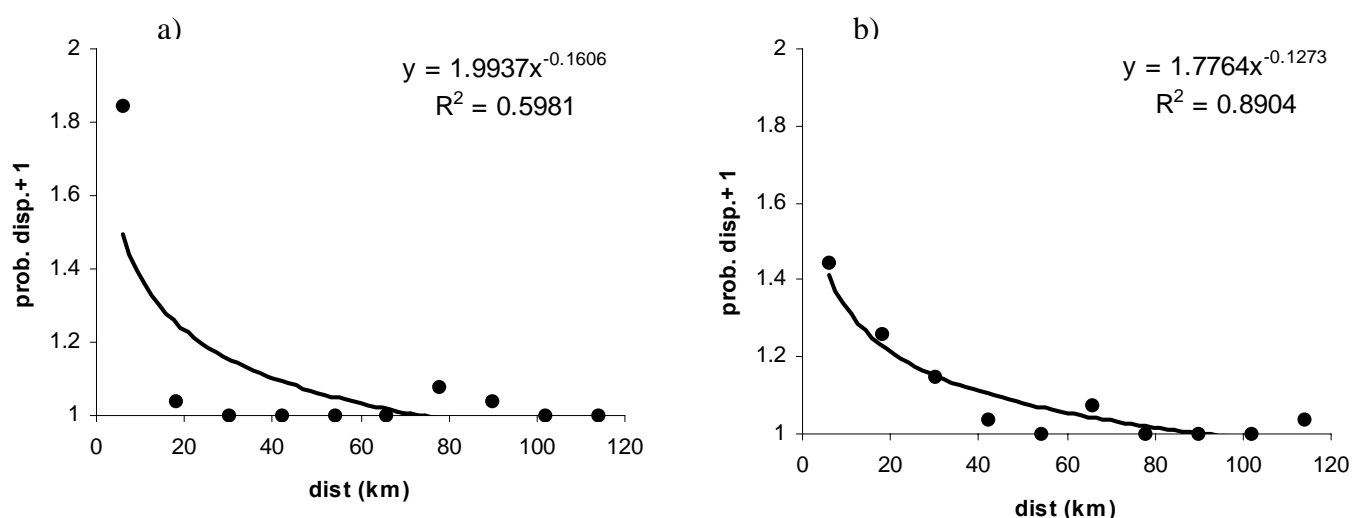


Figura 4.18. Probabilidad de dispersión (tanto por uno sumando una unidad) en función de la distancia entre localidad de nacimiento y establecimiento, de acuerdo con una función potencial inversa para a) hembras y b) machos. En ambos casos los resultados son significativos a un nivel del 1%.

Tamaño del *lek* y dispersión

Se buscó una relación polinomial de segundo orden entre la probabilidad de dispersión (entendida como número de individuos que se establecieron en un *lek*) y el número de coespecíficos (número de ejemplares en el *lek*), distinguiendo entre machos, hembras y el total de la población, tanto en el caso de las probabilidades de dispersión como en el del tamaño del *lek* de establecimiento). En la Tabla 4.6 se muestran estos resultados.

Sólo la probabilidad de dispersión natal de los machos jóvenes guardó una relación prácticamente significativa con el número de hembras en el *lek* de establecimiento ($R^2=0,62$; $F_{(2,6)}= 4,93$; $p=0,05$). El número de hembras en el *lek*, y su término cuadrático, también explicaron una alta variabilidad en las probabilidades de dispersión de las hembras, aunque la relación no resultó ser significativa ($R^2=0,44$; $F_{(2,6)}= 2,35$; $p=0,18$). Los resultados son similares cuando lo que se tiene en cuenta son el número de machos y la probabilidad de dispersión del sexo masculino ($R^2=0,43$; $F_{(2,6)}= 2,29$; $p=0,18$). Estas relaciones, aunque no significativas (posiblemente a causa del moderado tamaño muestral), tienen explicación desde un punto de vista biológico.



Tabla 4.6. Resultados de la regresión polinomial de segundo orden entre las probabilidades de dispersión y los tamaños de los *lek* de destino para ambos sexos. La primera columna indica a qué sexo se corresponde la probabilidad de dispersión, la segunda columna muestra el sexo al que se refiere el número de ejemplares del *lek* de establecimiento (probabilidad de dispersión de machos en función del número de machos; probabilidad de dispersión de hembras en función del número de machos... y así sucesivamente).

Dispersión	Tamaño de lek	R ²	F (g.l.); valor	p-valor
Machos	Machos	0,43	(2,6); 2,29	0,18
Hembras	Machos	0,06	(2,6); 0,18	0,84
Machos	Totales	0,36	(2,7); 1,98	0,20
Hembras	Hembras	0,44	(2,6); 2,35	0,18
Machos	Hembras	0,62	(2,6); 4,93	0,05
Hembras	Totales	0,27	(2,7); 1,32	0,33

Atendiendo a la Figura 4.19, los machos parecen elegir para establecerse, de forma marginalmente significativa (Tabla 4.6), aquellos *leks* con un número medio-alto de hembras. Esta tendencia también se observa al considerar las tasas de dispersión de los machos y los ejemplares del sexo masculino que hay en el *lek* de destino, aunque en este caso la relación no es estadísticamente significativa. La situación se repite en el caso de las probabilidades de dispersión en el sexo femenino y el número de hembras en el *lek* de establecimiento. A pesar de la escasa significación estadística de estas relaciones, diversas hipótesis sobre la formación de los *leks* apoyan que el tamaño del mismo (medido como número de machos que lo integran), es indicativo del éxito reproductor de los machos que forman parte de él (Höglund & Alatalo 1995, Morales 2000). Por lo tanto, sería esperable que los machos jóvenes eligieran para establecerse *leks* con alto número de machos. Las hembras jóvenes, por su parte, deberían preferir los *leks* con mayor abundancia de hembras, porque el número de coespecíficos puede servir a un individuo juvenil como fuente de información indirecta de la calidad del hábitat de una localidad (Stephens & Sutherland 1999). Finalmente, todos individuos, machos o hembras, deberían evitar asentarse en *leks* con excesivo número de ejemplares, para reducir la competencia con otros de su misma especie por los recursos, lo que explicaría la disminución en las probabilidades de dispersión cuando el número de individuos del *lek* es muy elevado (Begon *et al.* 1990).

Las relaciones entre el número de individuos residentes en el *lek* natal y las probabilidades de dispersión ya han sido analizadas por Martín *et al.* (2008). En dicho trabajo se encuentra una relación inversa entre el tamaño del *lek* natal y la probabilidad de dispersión, en la línea del patrón de atracción coespecífica antes mencionado.

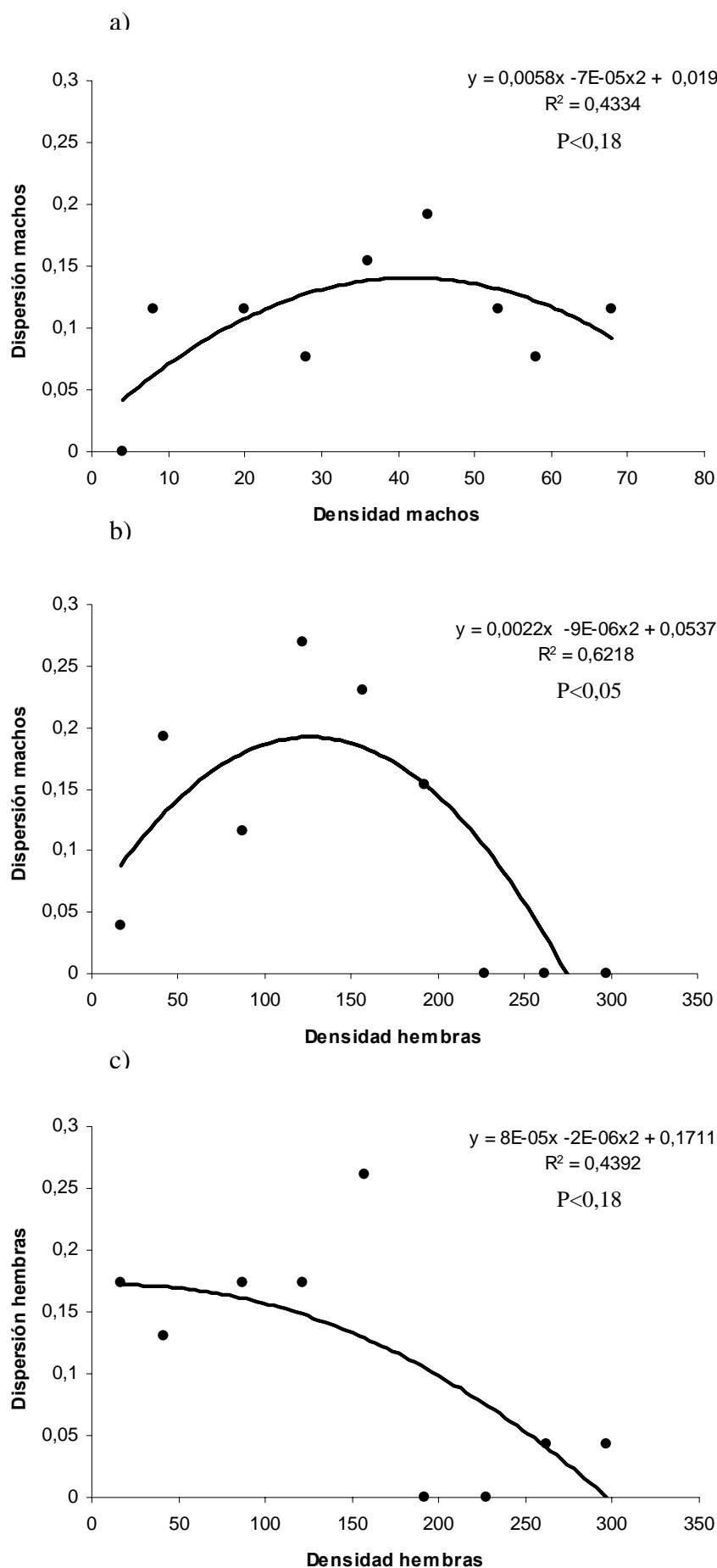


Figura 4.19. Regresión polinomial de segundo orden entre las probabilidades de dispersión de machos y hembras y el número de ejemplares de ambos sexos en el lek de establecimiento.



Efecto de la sincronía, el tamaño de *lek* y la dispersión en la dinámica metapoblacional

A pesar de existir una sincronía en las tasas de crecimiento, que guardan una relación exponencial negativa con la distancia geográfica entre pares de poblaciones locales, la relación no parece ser fruto de variaciones ambientales debidas a la distinta localización espacial de cada una de las poblaciones, ya que existe una alta sincronía en la productividad entre poblaciones, y las tasas de mortalidad no están asociadas a una única población local (debido los movimientos dispersivos de los jóvenes y a los desplazamientos estacionales que realizan gran parte de jóvenes y adultos; Martín 1997, Martín 2001, Palacín 2007). Si la productividad y la incidencia de la mortalidad son similares para individuos de diferentes poblaciones locales, el factor que genera la asincronía en las tasas de crecimiento debe ser la dispersión. El patrón de disminución de la sincronía con la distancia entre poblaciones, que se observa también en muchos otros estudios (Ims & Andreassen 2005), es compatible con una sincronía inducida por la dispersión, ya que la dispersión puede ejercer un importante efecto sincronizador dentro de una metapoblación. En nuestro sistema, las probabilidades de dispersión son inversamente proporcionales a la distancia que separa las poblaciones de acuerdo con una función potencial negativa. El ajuste entre la probabilidad de dispersión y la distancia a través de una relación exponencial es más pobre, debido a los individuos filopátricos existentes, que incrementan la probabilidad de dispersión para la primera clase de distancia. La relación entre probabilidad de dispersión y distancia hace que el grado de fragmentación del paisaje al que están sometidas las poblaciones, y el consiguiente grado de aislamiento que lleva aparejado, pueda limitar y condicionar el normal intercambio de individuos dentro de la metapoblación de estudio (Martín *et al.* 2008).

El número de ejemplares en la población receptora es otro factor que puede influir en las decisiones de dispersión de los individuos (Andreassen & Ims 2001). Trabajos previos sobre las poblaciones de avutarda estudiadas han apuntado a la existencia de atracción coespecífica (Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001, Alonso *et al.* 2004, Martín *et al.* 2008). La atracción coespecífica conlleva la existencia de una denso-dependencia inversa (Courchamp *et al.* 1999), que se manifiesta en nuestros resultados como una tendencia a altas probabilidades de dispersión del sexo dispersante (el masculino) hacia *leks* con números de hembras medios, y baja probabilidad de dispersión a *leks* con bajo número de hembras. La denso-dependencia directa implica, además, una baja probabilidad de dispersión hacia *leks* con números elevados de hembras.

Conclusiones finales

Haciendo un balance final podemos predecir un crecimiento, al menos moderado y puntualmente significativo, de la metapoblación en el futuro, ya que aún no se habría alcanzado la capacidad de carga. Sin embargo, dicho crecimiento estará condicionado al mantenimiento del hábitat que actualmente ocupa la especie en nuestra área de estudio, así como a otros factores (como la caza furtiva o la colisión contra tendido) que se discuten a lo largo de los capítulos de esta Memoria. Sin embargo, el futuro de las poblaciones de menor tamaño (*Pinto-Torrejón y Fuentidueña-Estremera*) no parece estar garantizado bajo las condiciones existentes en la actualidad.

La dispersión se ha manifestado como un importante mecanismo sincronizador en nuestras poblaciones, y la distancia y, en menor medida, el número de ejemplares en las poblaciones locales, son clave en las decisiones de los individuos a la hora de establecerse como reproductores en una población.

Más adelante en esta Memoria, nos basaremos en la información extraída en este capítulo para explorar, mediante simulaciones, las probabilidades de persistencia futura de la metapoblación bajo diferentes escenarios.

BIBLIOGRAFÍA

- Akçakaya, H. R., Atwood, J. L. 1997. A Habitat-Based Metapopulation Model of the California Gnatcatcher. *Conservation Biology* 11(2): 422-434.
- Akçakaya, H. R. 2005. *RAMAS GIS: Linking Spatial Data with Population Viability Analysis (version 5)*. Applied Biomathematics. Setauket. Nueva York.
- Allee, W. C. [et al.]. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Saunders.
- Alonso, J.A., Alonso, J.C. & Hellmich, J. 1990a. Metodología propuesta para los censos de avutardas. En: Alonso, J. C. & Alonso, J. A. (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda (Otis tarda) en tres regiones española*: 86-98. ICONA. Madrid.
- Alonso, J.A., Alonso, J.C. & Martín, E. 1990b. La población de Avutardas de la provincia de Madrid. En: Alonso, J. C. & Alonso, J. A. (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda (Otis tarda) en tres regiones españolas*: 58-72. ICONA. Madrid.



- Alonso, J.A., Alonso, J.C. & Martín, E. 1990c. La población de Avutardas de la provincia de Madrid. En: Alonso, J. C. & Alonso, J. A. (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda (Otis tarda) en tres regiones españolas*: 58-72. ICONA, Madrid.
- Alonso, J. C., Palacín, C. & Martín, C. A. 2003a. Status and recent trends of the Great Bustard (*Otis tarda*) population in the Iberian peninsula. *Biol. Cons.* 110: 185-195.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2003b. Distribution, size and recent trends of the Great Bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola* 50(1): 21-29.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. & Lane, S. 2004. Distribution dynamics of great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biod. Conserv.* 00: 1-16.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Martín, B. & Magaña, M. 2005a. The Great Bustard *Otis tarda* in Andalucía, Southern Spain: status, distribution and trends. *Ardeola* 52(1): 67-78.
- Alonso, J. C., Palacín, C., Martín, C. A., Mouati, N., Arhzaf, Z. L. & Azizi, D. 2005b. The Great Bustard *Otis tarda* in Morocco: a re-evaluation of its status based on recent survey results. *Ardeola* 52 (1): 79-90.
- Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 2001. Dispersal in patchy vole populations: role of patch configuration, density dependence, and demography. *Ecology* 82(10): 2911-2926.
- Baguette, M. 2003. Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Ecography* 26: 153-160.
- Baguette, M. & Schtickzelle, N. 2006. Negative relationship between dispersal distance and demography in butterfly metapopulations. *Ecology* 87(3): 648-654.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1990. *Ecology : individuals, populations, and communities*. Blackwell Scientific Publ. Cambridge.
- Buonaccorsi, J. P., Elinton, J. S., Evans, S. R. y Liebhold, A. M. 2001. Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology* 82(6): 1668-1679.

- Clobert, J., Ims, R. A. & Rousset, F. 2004. Causes, mechanisms and consequences of dispersal. En: Hanski, I. & Gaggiotti, O. (eds.). *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*: 307-336. Academic Press. Londres.
- Courchamp, F. Clutton-Brock, T. & Grenfell, B. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *TREE* 14(10): 405-410.
- De la Puente, J., Pérez -Tris, J., Bermejo, A. & Martínez, M. J. (eds.). 2003. *Anuario Ornitológico de Madrid 2003*. SEO – Monticola. Madrid.
- Domínguez, L. & Vigal, C.R.. 1982. Sobre la situación actual de la avutarda (*Otis tarda*) en la provincia de Madrid. *II Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados*: 153-157. Cáceres.
- Eberhardt, L. L. 2002. A paradigm for population análisis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83(1): 2841-2854.
- Garrott, R. A., Eberhardt, L. L., White, P. J. y Rotella, J. 2003. Climate-induced variation in vital rates of an unharvested large-herbivore population *Can. J. Zool.* 81: 33-45.
- Gaillard, J. M. Bianchet-Festa, M. y Yoccoz, N. G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *TREE* 13(2): 58-63.
- GESNATURA 1994. *Censo prenupcial de las poblaciones de Avutarda (Otis tarda) de la Comunidad de Madrid*. Informe inédito para la Agencia de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid. Madrid.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- Greenwood, P. J. & Harvey, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1-21.
- Hanski, I. & Simberloff, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: Hanski, I. & Gilpin, M. (eds.). *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution*: 5-26. Academic Press. Londres.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396(5): 41-49.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford Univ. Press.



- Höglund, J. & Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press. Princeton.
- I.C.O.N.A. 1982. *Censo Nacional de Avutardas*. ICONA, Madrid. Informe inédito.
- Ims, R. A. & Andreassen, H. P. 2005. Density-dependent dispersal and spatial population dynamics. *Proc. R. Soc. B* 272: 913-918.
- Lane, S.J., Alonso, J.C. & Martín, C.A. 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology* 38: 193-203.
- Liebhold, A., Koenig, W. D. & Bjornstad, O. N. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *Annual review of ecology, evolution and systematics* 35: 467-490.
- Martín, E. & J. Ortas. 1987. Situación de la avutarda (*Otis tarda*) en la provincia de Madrid. En: *I Congreso Internacional de Aves Esteparias*: 39-48. Junta de Castilla y León. León.
- Martín, E. 1997. *Dispersión juvenil y cuidado maternal en la Avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A. 2001. *Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Pitra, C. & Lieckfeldt, D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. *Proceedings Royal Society London B* 269: 119-125.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. y Martín, B. 2007. Sex-biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *Journal of Avian Biology* 38: 335-346.
- Morales, M.B. 2000. *Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la Avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Nicoll, M. A. C., Jones, C. G. & Norris, K. 2003. Declining survival rates in a reintroduced population of the Mauritius kestrel: evidence for non-linear density dependence and environmental stochasticity. *Journal of Animal Ecology* 72: 917-926.

- Osborne, P. E., Alonso, J. C. & Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use by great bustards in central Spain using GIS and remote sensing. *Journal of Applied Ecology* 38: 458-471.
- Osborne, P. E. 2005. *Using GIS, remote sensing and modern statistics to study steppe birds at large spatial scales: a short review essay*. En: Bota, G., Morales, M.B., Mañosa, S. & Camprodón, J. (eds.). *Ecology and conservation of steppe-land birds*. Lynx Ediciones & Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, Barcelona.
- Palacín, C. 2007. *Comportamiento migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid
- Palacín, C. & Alonso, J.C. En prensa. An updated estimate of the world status and population trends of the great bustard *Otis tarda*. *Ardeola*.
- Pinilla, J. 2004. Avutarda Común (*Otis tarda*). Lista Sistemática. *Anuario Ornitológico de Madrid* 2003. SEO-Monticola. Madrid.
- Reid, J. M., Bienal, E. M., Bienal, S., McCracken, D. I. & Monaghan, P. 2006. Spatial variation in demography and population growth rate: the importance of natal location. *Journal of Animal Ecology* 74: 1201-1211.
- Schtickzelle, N., Le Boulengé, E. & Baguette, M. 2002. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic process in a patchy population. *Oikos* 97: 349-360.
- Schtickzelle, N & Baguette, M. 2004. Metapopulation viability analysis of the bog fritillary butterfly using RAMAS/GIS. *Oikos* 104: 277-290.
- Stephens, P. A. & Sutherland, W. J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *TREE* 14(10): 401-405.
- Thomas, C. D. & Kunin, W. E. 1999. The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology* 68: 647-657.
- Viada, C. (ed.) 1998. *Áreas Importantes para las Aves en España*. 2ª edición revisada y ampliada. Monografía nº5. SEO/BirdLife. Madrid.



Capítulo 5

Modelos de supervivencia. Identificación de principales causas de mortalidad

INTRODUCCIÓN

La estima de tasas de supervivencia es de gran importancia en el estudio de la dinámica y la modelización de las tendencias de las poblaciones (Lebreton 1993, Forero *et al.* 2001). Sin embargo, hay numerosas dificultades a la hora de medir estas tasas en las especies silvestres. Esto explica que, históricamente, las tasas de mortalidad se hayan cuantificado a un nivel poblacional y no individual (Zens & Peart 2003). Actualmente, sin embargo, el desarrollo de técnicas analíticas, de marcaje y seguimiento ha facilitado el cálculo de estimas de supervivencia individuales para poblaciones específicas (Morrison 2003).

La estimación de las probabilidades de supervivencia, y de cómo varían en función de factores intrínsecos (tales como la edad o el sexo), o cómo la supervivencia puede estar correlacionada con variables externas (como factores ambientales), requiere del uso de técnicas estadísticas rigurosas. Los animales radiomarcados pueden utilizarse para el estudio de la supervivencia, proporcionando un registro completo, no sesgado, de las muertes que tienen lugar, a diferencia del registro parcial que se obtiene en los modelos de marcaje y recaptura. A menos que los animales estén radiomarcados es difícil evaluar las distintas causas de mortalidad que contribuyen a una tasa de mortalidad final (Shaub & Pradel 2004). Los diferentes factores de mortalidad pueden presentar distinta incidencia dependiendo de la población, el sexo o la edad de los individuos. Este estudio del impacto que tienen distintos factores sobre la tasa de mortalidad es importante para comprender las causas próximas de la dinámica de las poblaciones. El conocimiento de las causas de mortalidad también puede servir para orientar los esfuerzos de conservación de las especies (Shaub & Pradel 2004).

Por otra parte, los análisis de viabilidad de poblaciones, como los que se plantean en capítulos posteriores de la presente Memoria, deben apoyarse en estimas de las tasas vitales de la población y de sus varianzas asociadas (Boyce 1992, White 2000) que, a menudo, sólo pueden derivarse de estudios con animales marcados (White *et al.* 2002). La variabilidad total estimada en las tasas vitales tiene diferentes componentes, entre los que se incluye la varianza de muestreo. Una medida apropiada de la precisión de las estimas de supervivencia debería evitar confundir la variabilidad de muestreo y la variabilidad biológica, causada por factores tanto extrínsecos como intrínsecos.

Por tanto, deben utilizarse métodos basados en la estima de las componentes de la varianza, de manera que después puedan permitir separar la varianza del muestreo de la variabilidad estrictamente biológica (Gaillard *et al.* 1998).

Aunque trabajos previos han estudiado las tasas de mortalidad que tienen lugar en los jóvenes de las poblaciones de Avutarda Común de Madrid (Martín *et al.* 2007) esta es la primera vez que se analiza en profundidad la mortalidad de los adultos de la especie, en esta u otras poblaciones, utilizando técnicas estadísticas rigurosas. Puesto que las avutardas son organismos con larga esperanza de vida (Glutz *et al.* 1973) la supervivencia adulta es un parámetro que se espera que tenga una gran influencia en la tasa de crecimiento de la población (Madsen *et al.* 2002, Morrison 2003, Shaub & Pradel 2004) y que sea de gran relevancia en los análisis de viabilidad de la población que se plantearán en capítulos siguientes.

La supervivencia se estimó mediante análisis de regresión múltiple, de manera que se pudieran responder preguntas biológicas específicas a través de la incorporación de diferentes variables independientes en los modelos. El objetivo final fue evaluar diferentes hipótesis acerca de variaciones en la supervivencia anual y estacional de la avutarda. Partiendo del conocimiento previo sobre la historia de vida de la especie, se cuantificó el efecto de la edad y del sexo. También se determinó la variación interanual (varianza de proceso, que no contiene la varianza de muestreo y que, por tanto, es atribuible a la estocasticidad ambiental).

Por otra parte, la densidad de una población puede influir en la regulación de los tamaños poblacionales a través de un efecto sobre diferentes tasas vitales (Nicoll *et al.* 2003). Por eso se incluyó la densidad en la población como una covariable, para determinar la existencia de posibles relaciones denso-dependientes sobre la supervivencia juvenil, ya que estudios previos han mostrado que esta es la tasa más sensible a la regulación denso-dependiente (Gaillard *et al.* 1998).

Estas estimas, junto con otras tasas vitales para la especie en nuestras poblaciones, servirán para evaluar los riesgos de extinción de la metapoblación en capítulos posteriores de la presente Memoria.



METODOLOGÍA

Entre 1995 y 2004 se marcaron un total de 324 avutardas jóvenes y 94 adultas. A pesar de que el marcaje de pollos se realizó durante el mes de julio (ver capítulo 2 de la presente Memoria), de la muestra de jóvenes sólo se incluyeron en los análisis aquellos que sobrevivieron hasta el mes de septiembre del año de su nacimiento (157 en total, 79 machos y 80 hembras) ya que, a partir de este momento, la mortalidad juvenil se reduce considerablemente (Martín 2001, Martín *et al.* 2007) y porque las productividades y número de hembras reproductoras existentes en la población (que junto con las supervivencias se incorporarán en los Análisis de Viabilidad que se desarrollan en los capítulos 7 y 8 de esta Memoria) fueron medidas también durante este mes. De este modo, se estimaron supervivencias anuales de la muestra de jóvenes desde el mes de septiembre de su primer año de vida.

La muestra de adultos considerada en los análisis de supervivencia constó de 52 hembras y 42 machos, eliminando de la misma aquellos individuos cuya muerte se registró a lo largo del mes inmediatamente posterior a su captura (para descartar cualquier posible efecto del marcaje sobre la probabilidad de supervivencia; Bennett & Bennett 1990, Kenward 2001, Pollock *et al.* 1989, Warren & Baines 2002). Aunque el marcaje de machos adultos se inició en 1996, las primeras hembras no se marcaron hasta 1999. Como en 1996 y 1997 sólo se marcaron unos pocos machos, y además pretendemos evaluar el efecto del sexo en la supervivencia, sólo se considerarán las historias de vida de los individuos adultos desde 1999, independientemente de cuál fuera el año de marcaje del ejemplar.

Se modeló la supervivencia (\hat{S}) a través de modelos lineales generalizados (MLG), como una función de variables independientes (edad, sexo, etc.) utilizando modelos de regresión en el programa MARK (White & Burnham 1999). El programa MARK proporciona estimas de supervivencia, y sus errores estándar asociados, a partir de datos sobre encuentros de animales marcados. MARK se basa en la teoría de máxima verosimilitud para realizar las estimas de supervivencia (Edwards 1992). Esta aproximación permite separar la varianza de las tasas vitales en porciones debidas a la varianza del proceso (que es de interés para el modelador, porque representa tanto la varianza ambiental como la demográfica) de la varianza de muestreo, causada por un error aleatorio producto del protocolo de muestreo (Gould & Nichols 1998, White *et al.* 2002, Saether & Engen 2002). Los métodos empleados por MARK para estimar supervivencias de animales radiomarcados son análogos a los modelos tradicionalmente utilizados de Kaplan-Meier (o del estimador del producto límite) que estiman las tasas como un simple producto de las estimas binomiales de supervivencia (Kaplan & Meier 1958) pero presentan la ventaja

de que permiten incorporar factores y covariables individuales en la modelización de la supervivencia.

Los modelos considerados en MARK se basan en productos de verosimilitud multinomial. Estos modelos exigen que se cumplan dos asunciones diferentes: 1) por un lado, que los sucesos sean independientes, es decir, que la muerte de un animal no depende del destino de otro individuo y, por otra parte, 2) que cada animal marcado presente la misma probabilidad de supervivencia. Cuando estas asunciones se violan, entonces surge la sobredispersión, en cuyo caso, la tasa de supervivencia se estimará sin sesgo, pero la estima de la varianza para la muestra será demasiado pequeña. Es decir, que los datos observados estarán más “dispersos” que lo esperado por el modelo. En este caso, el programa permite incorporar estimas de cuasi-verosimilitud (Wedderburn 1974) que proporcionan un procedimiento para corregir correctamente las estimas, permitiendo incluir la sobredispersión en la selección del modelo.

Entre los modelos que se incluyen en MARK están los “known fate” o “radiocollar models” (White & Garrott, 1990). La familia de los “known fate”, como su nombre indica, incluye modelos donde el destino (muerte o detección) del animal es conocido con certeza. En los casos en los que el destino es desconocido, el animal marcado se elimina de la muestra (es censurado). Por este motivo, este tipo de análisis suele restringirse a individuos marcados con radiotransmisores o a estudios de éxito de nidificación. Asunciones particulares de este tipo de modelos son: 1) el destino de los animales marcados es conocido con certeza; y 2) la “censura” de los individuos marcados es independiente de su destino.

En este tipo de modelos, las historias de encuentros de los animales marcados requieren ser introducidas en el formato de “Vivo/Muerto” (VMVM...).

Hipótesis y predicciones:

Se desarrolló, *a priori*, un conjunto de hipótesis biológicas que explicaran la posible variación en la supervivencia, y que se utilizaron en la elaboración de los modelos específicos:

- **Edad del individuo:** las supervivencias en especies con larga esperanza de vida pueden variar considerablemente con la edad. En el presente trabajo estimaremos tasas de supervivencia para las distintas clases de edad (con sus correspondientes varianzas corregidas, para que no incluyan el error de muestreo) y se determinará si la mortalidad de los



jóvenes es diferente de la que presentan los adultos. Como ya se ha mencionado, la avutarda es una especie longeva que no alcanza la madurez reproductora hasta los 2-3 años en el caso de las hembras y hasta los 4-6 años en el de los machos.

- **Año:** variación interanual en las tasas de supervivencia como consecuencia de fluctuaciones interanuales en la meteorología, enfermedades, disponibilidad de alimento, presión de depredadores, entre otros. De este modo se pretende considerar la variabilidad que no corresponde específicamente a ninguna otra fuente de variación.
- **Estación:** una vez explorada la variación interanual, se comprobó si a lo largo de un mismo año la mortalidad sufría variaciones, para lo que se calcularon tasas mensuales de mortalidad adulta.
- **Sexo del individuo:** el fuerte dimorfismo sexual existente en la especie, y los resultados de los censos, en los que se ha observado un marcado sesgo en la proporción de sexos a favor de las hembras, hacen esperable que la mortalidad del sexo masculino sea superior a la que experimentan las hembras. Estudios previos ya han demostrado, que, durante los primeros meses de vida, la mortalidad en los machos es mayor que en las hembras (Martín *et al.* 2007). En este trabajo se evaluó el efecto del sexo en la mortalidad adulta, y se exploró si las posibles diferencias sexuales estaban influidas por la edad de los individuos.
- **Peso en el momento de marcaje:** esta variable guarda relación con la condición física del ave, así como con la fecha de su nacimiento. El efecto de esta variable se controló en las estimas de mortalidad juvenil, porque permite corregir el sesgo sexual que se produce en el momento del marcaje, ya que, a edades similares, los jóvenes machos presentan un peso mayor que las hembras (Martín *et al.* 2007).
- **Densidad de coespecíficos en el parche de nacimiento:** (medida como un número absoluto de avutardas en primavera en el *lek* de nacimiento). La existencia de procesos denso-dependientes que influyen en la supervivencia, puede estar regulando el tamaño de las poblaciones de avutarda (Nicoll *et al.* 2003). Diversos estudios han mostrado que el efecto de la densidad sobre las tasas vitales de la población se manifiesta fundamentalmente sobre la supervivencia juvenil (Gaillard *et al.* 1998). Por este motivo, se exploró un posible efecto de la densidad (denso-dependencia positiva y negativa) en la supervivencia durante el primer año de vida.
- **Correlación entre supervivencia y fecundidad:** utilizando los modelos de supervivencia adulta se incluyeron las fecundidades registradas en los diferentes años de estudio como una nueva variable independiente (Cooch & White 2001), para evaluar el grado de correlación existente entre la productividad y la supervivencia adulta. Para ello se utilizó la productividad anual media de la metapoblación, medida como pollos contados en septiembre en relación a las hembras vistas. Se utilizó una

media de productividad entre poblaciones locales porque, dentro de cada año, existe una alta sincronía en la productividad entre las distintas poblaciones (ver capítulo 4 de la presente Memoria).

No se incluyó como hipótesis la posible existencia de diferencias en la supervivencia a causa de la población local de nacimiento o de residencia. Se tomó esta decisión porque las avutardas presentan movimientos de dispersión juvenil cuando son jóvenes (que inician entre los seis y los trece meses de edad), y en muchos casos movimientos estacionales (hacia lugares de veraneo y/o invernada), que hacen que sus riesgos de mortalidad no estén asociados a una única población a lo largo de un año (Martín 1997, Martín 2001, Palacín 2007). Además, a pesar de la elevada muestra global, el número de ejemplares marcados que resultaron ser sedentarios no era suficiente para identificar tasas de mortalidad específicas para cada población local.

Selección del modelo y cálculo de las estimas de supervivencia:

Aunque hay múltiples modelos que podrían ser biológicamente interesantes, dado el número limitado de datos, se desarrolló un número restringido de modelos candidatos que pudiera ser evaluado de un modo realista, siguiendo la línea marcada por Burnham & Anderson (1998).

El modelo más general de “known fate” (el saturado que contiene todos los efectos) ajusta perfectamente los datos, y será el que se compare durante el análisis con los modelos más reducidos en los que se han eliminado uno o más de los factores iniciales. En todos los casos se partió de un modelo de “known fate”, que incluía el sexo y el tiempo (año o mes), para después ir derivando, a partir de éste, modelos más simples que incluyeran menos factores, hasta decidir cuál de los modelos era el más parsimonioso (el que explicaba mejor los datos utilizando el menor número de parámetros). Es en este mejor modelo donde se incorporarán las covariables de interés. Las covariables se modelan en MARK como modelos lineales (ANOVA, ANCOVA, regresión múltiple) y se incorporan utilizando una función de relación (“link function”). Siempre que fue posible, se utilizó para los cálculos la función “seno”, y cuando se modificaron las matrices de parámetros de partida, se empleó la función “logit” (Cooch & White, 2001). Las fórmulas para las dos funciones de relación son:

$$\text{logit}(\hat{S}_i) = \ln(\hat{S}_i / (1 - \hat{S}_i)) = \beta_0 + \beta_1(X)$$

$$\text{seno}(\hat{S}_i) = \beta_i$$

donde X representa el factor ó covariable de interés, y \hat{S}_i es la estima de supervivencia. La reconstitución se utiliza en estos casos para generar las



estimas reales de los parámetros (Dinsmore *et al.* 2002). De este modo, y en el caso de la función “logit”, \hat{S}_i se calcularía tras una reconstitución de la siguiente forma:

$$\hat{S}_i = 1 / (1 + \exp \{-(\beta_0 + \beta_1 (X))\})$$

Al probar el ajuste de varios modelos lo que se pretende es comprobar las distintas hipótesis biológicas. El conjunto de modelos candidatos se ordenó utilizando los AIC_c (Criterio de Información Corregido de Akaike: Akaike 1973, Burnham & Anderson 1998, Cooch & White 2001) y de este modo se seleccionó el modelo más parsimonioso del conjunto. La corrección de AIC (AIC_c) se realiza para poder trabajar con tamaños muestrales pequeños (Burnham & Anderson 2002). Mediante este método, al buscar el modelo más parsimonioso, estaremos obteniendo las estimas más precisas y menos sesgadas para nuestro propósito de modelación. Se prefirió el uso de los AIC_c frente a los LRT (Prueba de Razón de Verosimilitud, de acuerdo con sus siglas en inglés) porque permiten la selección entre modelos que no están anidados (Cooch & White 2001) y, siguiendo las recomendaciones de Anderson & Burnham (1999), que subrayan que sólo los “theoretic methods” (como los AIC) están sólidamente fundamentados en bases teóricas y filosóficas.

Para determinar la existencia o no de sobredispersión en el modelo, se debe estimar un factor de inflación de la varianza (\hat{c}) que corrija las estimas de la varianza de muestreo y de las covarianzas. Cuando hay sobredispersión en los datos ($\hat{c} > 1$), la teoría sugiere una modificación que permita corregir las estimas de la varianza de muestreo de los parámetros, y evitar la sobredispersión en la selección del modelo, estimándose un valor de cuasi-verosimilitud ($QAIC_c$ en MARK; Burnham & Anderson 1998).

Una vez que los valores de AIC_c (o $QAIC_c$, según corresponda) se han calculado para cada modelo, los modelos se ordenan de acuerdo con su valor relativo de AIC_c . Para que un modelo sea elegido por encima de otro, estos mismos autores recomiendan que la diferencia entre los criterios de información de Akaike (ΔAIC_c) debería ser mayor de 2 (Anderson & Burnham 1999). Si este valor está entre 1 y 2, entonces estos modelos deberían considerarse íntimamente vinculados, y cualquier inferencia debería basarse en el subconjunto de modelos, puesto que es razonablemente seguro decir que esos modelos tienen aproximadamente igual apoyo de los datos. Si $2 < \Delta AIC_c < 7$, entonces hay una evidencia considerable de que existen diferencias reales entre los modelos. Cuando $\Delta AIC_c > 7$, entonces esta evidencia de diferencias entre modelos es fuerte.

A partir de estos AIC_c , pueden calcularse los Pesos Normalizados de Akaike (p_i) como:

$$p_i = \exp[-\{\Delta AIC_{ci}/2\}] / \sum \exp[-\{\Delta AIC_{ci}/2\}]$$

Estos pesos normalizados evalúan la magnitud de la evidencia de cada modelo, y pueden utilizarse para estimar la incertidumbre en la selección de los modelos (Burnham & Anderson 1998).

La incapacidad de determinar un único mejor modelo con seguridad no es un defecto del criterio de selección elegido (AIC_c), sino que es indicador de que los datos son simplemente inadecuados para alcanzar una inferencia fuerte. Es decir, que los datos son ambivalentes en lo que respecta a algún efecto, parametrización o estructura. De acuerdo con el “Principio de Parsimonia”, si muchos modelos ajustan igual de bien los datos, aquel que posea el menor número de parámetros deberá ser preferible. Sin embargo, habrá que tener en cuenta los otros modelos que compiten con él. Por eso, cuando varios modelos eran plausibles de acuerdo con los AIC_c , se hicieron “promedios” (“model averaging”) entre dichos modelos, de manera que las estimas de supervivencia estuvieran ponderadas en función de los valores de AIC_c de cada modelo (White & Cooch, 2001). De este modo se incluye la incertidumbre a la hora de seleccionar el modelo dentro de la precisión en la estima del parámetro, y se obtienen estimas incondicionales de las varianzas de muestreo, covarianzas y errores estándar.

Todos los modelos se seleccionaron a partir de estimas de cuasi-verosimilitud ($QAIC_c$), corrigiendo por el factor de inflación de la varianza \hat{c} correspondiente al modelo saturado. Antes de realizar una selección del modelo se probaron distintos valores de \hat{c} para evaluar la sensibilidad en el orden de los modelos a \hat{c} (Hebblewhite *et al.* 2003, Nicoll *et al.* 2003) y se comprobó que dicha ordenación era consistente para esos distintos valores.

En el caso de los modelos de “known fate”, cada grado de libertad de los datos en el modelo tiene asociado un parámetro, de manera que el modelo saturado es un ajuste perfecto de los datos, por lo que no existe Test de Bondad de Ajuste (GOF, de acuerdo con sus siglas en inglés) para este tipo de modelos (Hebblewhite *et al.* 2003).



Tipos de modelos evaluados

Efecto de la edad sobre la mortalidad

Se elaboraron diferentes modelos. Primeramente, con la muestra de jóvenes disponible, se exploró el efecto de la edad, el sexo y el año de nacimiento en la supervivencia anual. La historia de encuentros se inició para todos los individuos en el mismo momento (de tal manera que el intervalo anual entre contactos equivaliera a la edad del individuo), y se codificó el año de marcaje, junto con el sexo, como un grupo en forma de un código binario.

Partiendo del modelo que incluye todos los factores (considerado el modelo más general) se elaboraron modelos más simples, que contenían menor número de factores, hasta llegar al modelo más reducido, $\hat{S}(\cdot)$, que no incluía ningún factor (Tabla 5.1). A continuación se añadió la covariable “peso en el marcaje” a aquellos modelos que mostraron un mejor ajuste de los datos ($\Delta QAIC_c$ inferior a dos).

Tabla 5.1. Modelos desarrollados para la muestra juvenil (incluyendo los factores “sexo”, “edad” y “año de marcaje”), en los que se añadió la covariable “peso”. Los modelos se han ordenado desde el más sencillo (con menor número de parámetros) hasta el modelo saturado.

<i>Modelo</i>	<i>Notación</i>
1) Única estima de supervivencia anual	$S(\cdot)$
2) Efecto del sexo y efecto aditivo de dos clases de edad (primer año de vida y resto de edades)	$S(\text{sexo} + 2 \text{ clases de edad})$
3) Efecto del sexo y efecto aditivo de tres clases de edad (primer y segundo año de vida y resto de edades)	$S(\text{sexo} + 3 \text{ clases de edad})$
4) Efecto del sexo únicamente	$S(\text{sexo})$
5) Efecto aditivo del sexo y la edad	$S(\text{sexo} + \text{edad})$
6) Efecto del sexo, la edad y la interacción de ambos	$S_{\text{sexo} * \text{edad}}$
7) Efecto de la edad y el sexo; efecto aditivo del año de marcaje	$S(\text{sexo} * \text{edad} + t)$
8) Efecto de la edad, el año, el sexo y de la interacción entre ellos	$S(\text{sexo} * \text{edad} * t)$

Las distintas clases de edad (modelos 2 y 3 en la Tabla 5.1) se establecieron asumiendo que la mortalidad durante el primer año de vida es diferente de la existente en años posteriores (Martín *et al.* 2007) y buscando un efecto en la supervivencia de la llegada de los individuos a la edad de madurez reproductora (en torno a los tres años).

Efecto de la densidad de coespecíficos sobre la mortalidad durante el primer año de vida

Tomando únicamente los datos correspondientes al primer año de vida de la muestra de individuos marcados como jóvenes, se elaboraron modelos que incluían el número de coespecíficos en el *lek* de nacimiento (“densidad”) como covariable (Tabla 5.2). En este caso, el intervalo entre encuentros (a diferencia del modelo anterior) sí que se corresponde con cada uno de los años de captura, habiéndose codificado dos únicos grupos correspondientes a machos y hembras. En estos modelos se controló el sesgo sexual producido en la captura utilizando la variable “peso en el marcaje”. Como el dimorfismo en tamaño en la especie se manifiesta ya en etapas tempranas del desarrollo, a igualdad de peso, los pollos macho son más jóvenes que los pollos hembra, de manera que nacieron más tarde y tienen menores probabilidades de supervivencia (Martín *et al.* 2007). Buscando la posible existencia no sólo de una relación lineal entre la densidad de coespecíficos y la supervivencia, sino posibles efectos de Allee (es decir, menor supervivencia a bajas densidades; Allee 1949) se modelizó la supervivencia como función de un polinomio de segundo orden de la densidad (Nicoll *et al.* 2003), incorporando el término cuadrático de la “densidad” como tercera covariable. De nuevo las covariables se añadieron sólo en aquellos modelos que demostraron ser los más parsimoniosos ($\Delta QAIC_c$ inferior a dos).

Tabla 5.2. Estimaciones que incluyen el factor “sexo” y “año de marcaje” para el primer año de vida en exclusiva. Estos modelos sirvieron de base para añadir las covariables “peso” y “densidad”. Los modelos se han ordenado desde el más sencillo (con menor número de parámetros) hasta el modelo saturado.

<i>Modelo</i>	<i>Notación</i>
1) Única estima de supervivencia anual	$S_{(.)}$
2) Efecto únicamente del año	$S_{(t)}$
3) Efecto del sexo únicamente	$S_{(sexo)}$
4) Efecto aditivo del sexo y el año	$S_{(sexo + t)}$
5) Efecto del sexo, el año y de la interacción entre ambos	$S_{(sexo * t)}$



Mortalidad adulta

Utilizando la muestra de ejemplares adultos marcados, se calcularon las tasas de supervivencia anual adulta incluyendo el “sexo” (codificado como un grupo) y el “tiempo” (entendido como un intervalo anual de avistamiento de cada individuo) como factores dentro del análisis. Los modelos evaluados son los mismos descritos anteriormente para la supervivencia durante el primer año de vida (Tabla 5.2). Además, se exploró la posible relación entre la supervivencia anual adulta y la productividad, forzando la supervivencia adulta del modelo más parsimonioso, que contenía el factor “sexo” y “tiempo”, a ser una función lineal de la productividad media anual de la metapoblación.

Finalmente se calculó una mortalidad adulta mensual, incluyendo el “sexo” como factor (Tabla 5.3).

Tabla 5.3. Modelos basados en la muestra adulta para tasas de mortalidad anuales y mensuales. El factor t representa el año o el mes, respectivamente, dependiendo de que se trate de supervivencias anuales o mensuales. Los modelos se han ordenado desde el más sencillo (con menor número de parámetros) hasta el modelo saturado.

<i>Modelo</i>	<i>Notación</i>
1) Única estima de supervivencia anual	$S_{(.)}$
2) Efecto únicamente del año/mes	$S_{(t)}$
3) Efecto del sexo únicamente	$S_{(sexo)}$
4) Efecto aditivo del sexo y el año/mes	$S_{(sexo + t)}$
5) Efecto del sexo, el año/mes y su interacción	$S_{(sexo * t)}$

En todos los casos, para decidir cuáles eran los modelos que debían ser considerados de entre aquellos que mejor explicaban los datos, se utilizó como criterio que el valor de $\Delta QAIC_c$ no fuera superior a dos.

Causas específicas de mortalidad

Las causas específicas de mortalidad se definieron como la probabilidad de un individuo de morir por un factor de mortalidad determinado. Puesto que en muchas ocasiones, al detectar un ejemplar muerto sus restos se encontraban ya en avanzado estado de descomposición, sólo se pudo determinar la causa de la muerte con una posibilidad de error mínima en el caso de dos factores de mortalidad de origen humano: la colisión contra tendido o cable telefónico (si el cadáver presentaba fracturas o miembros seccionados, y si se encontraba en las inmediaciones de una línea) y la caza (si había restos de perdigones u orificios observables). En el resto de casos, las causas de mortalidad se agruparon como

“intervención humana” (si se apreciaba algún tipo de manipulación en los restos, el emisor o las placas - aunque no pudiera afirmarse si dicha manipulación fue la causa de la muerte o si se produjo después de que el animal muriera -) o “sin intervención humana”, pudiendo aparecer los restos parcialmente devorados pero no apreciándose la acción humana.

Como en el trabajo de Martín *et al.* (2007) ya se trató el problema de las causas de mortalidad durante los dos primeros años de vida, sólo nos centraremos en identificar factores para la muestra adulta. No se identificó la depredación como una de las posibles causas de mortalidad, porque es difícil determinar si realmente se trataba de un depredador o simplemente fue un carroñero el que se alimentó del animal ya muerto. Además, salvo el águila real (*Aquila chrysaetos*), las avutardas adultas cuentan con pocos enemigos naturales en el área de estudio (*obs. pers.*). En múltiples ocasiones, la ausencia de restos del animal impidió asignar la causa de muerte a cualquiera de las categorías antes descritas, en cuyo caso se consideró una muerte por razones desconocidas.

Para determinar estas tasas de mortalidad específica, y así poder evaluar su importancia en la dinámica de la población en capítulos posteriores, se multiplicó la tasa de mortalidad media anual ($1-\hat{S}_i$) por la proporción de muertes producidas por cada uno de los factores (Hebblewhite *et al.* 2003).

RESULTADOS

Supervivencia anual y efecto de la edad

Para el análisis de la evolución de la supervivencia anual con la edad sólo se consideraron seis clases de edad, a pesar de que algunos de los ejemplares marcados como juveniles sobrevivieron más allá de los seis años. La razón de esta decisión es el pequeño tamaño de la muestra de ejemplares supervivientes después de los seis años de edad (sólo 18 machos y 11 hembras), que proporcionaba resultados poco fiables.

Cuando consideramos la muestra juvenil y se incorporan “sexo”, “edad” y “año de marcaje” como factores, tras corregir la sobredispersión de los datos ($\hat{c}=3,73$), encontramos que son dos los modelos que presentan un $\Delta QAIC_c$ inferior a dos (Tabla 5.4).



Tabla 5.4. Modelos más parsimoniosos para la muestra juvenil ($\Delta QAIC_c < 2$), que incluyen la *edad* y el *sexo* como factores, tras corregir la sobredispersión ($\hat{c}=3,73$)

Modelo	$\Delta QAIC_c$
1) $S_{(sexo + 2 \text{ clases edad})}$	0,00
2) $S_{(sexo + 3 \text{ clases edad})}$	1,64

Las “dos clases de edad” corresponden al primer año de vida y al resto de edades, respectivamente, mientras que las categorías de las “tres clases de edad” pertenecen al primer año de vida, segundo año de vida e individuos mayores de dos años de edad. Es en estos modelos con $\Delta QAIC_c$ inferior a dos donde se añade la covariable “peso en el marcaje”. La ordenación última de modelos que se obtiene tras añadir la covariable figura en la Tabla 5.5.

Se observa que la supervivencia anual en la especie es diferente para distintas clases de edad, y depende del sexo del individuo, presentado todos los factores (así como la covariable) un efecto aditivo. El “año de marcaje” no figuró en ninguno de los mejores modelos. La expresión del modelo más parsimonioso ($S_{(sexo + 2 \text{ clases edad} + \text{peso})}$) es la siguiente:

$$\text{logit } \hat{S}_i = 2,06 - 0,24(\text{sexo}) - 2,02 (\text{edad}) + 0,36 (\text{peso})$$

$$(0,51) \quad (0,62) \quad (0,51) \quad (0,32)$$

Debajo de cada estima aparece su correspondiente error estándar (ES). El sexo masculino está codificado por el valor “1”, y el femenino por el valor “0”. La covariable presenta un valor estandarizado.

Aunque el modelo que queda en primer lugar sólo incluye “dos clases de edad”, el modelo que contiene “tres clases de edad” también tiene un apoyo considerable (ambos con $\Delta QAIC_c$ inferiores a dos). A pesar de ello, el efecto de las “tres clases de edad” es pequeño en relación con el producido por las “dos clases de edad” (el peso del modelo con “tres clases de edad” es de sólo 0,30 frente al 0,68 del que considera “dos clases de edad”) (Tabla 5.5).

Atendiendo al modelo con peso $QAIC_c$ más elevado ($S_{(sexo + 2 \text{ clases edad} + \text{peso})}$), se observa un aumento en la supervivencia desde el primer año de vida ($\beta_{\text{primer año}} = -2,02$; ES=0,51 e IC 95% = -3,02; -1,02 en la escala “logit”). Este efecto de aumento de la supervivencia anual con la edad también se observa en los modelos que consideran tres clases de edad (en el caso del modelo $S_{(sexo + 3 \text{ clases edad} + \text{peso})}$, $\beta_{\text{primer año}} = -1,87$; ES=0,55 y IC 95% = -2,95; -0,78 en la escala “logit”). Sin embargo, la supervivencia en la tercera clase de edad (desde los tres años) es

inferior a la estimada para el segundo año de vida ($\beta_{\text{segundo año}} = 0,62$; $ES=1,01$ y $IC\ 95\% = -1,36; 2,61$ en la escala “logit”).

Por otra parte, la supervivencia es inferior en los machos con respecto a las hembras, tanto en el modelo que considera “dos clases de edad” como en el que incluye tres, con coeficientes muy similares en los ambos modelos (“dos clases de edad”: $\beta_{\text{macho}} = -0,24$; $ES=0,62$ y $IC\ 95\% = -1,45; 0,96$ y “tres clases de edad”: $\beta_{\text{macho}} = -0,23$; $ES=0,62$ y $IC\ 95\% = -1,44; 0,98$; los dos en la escala “logit”).

Con el fin de incluir la incertidumbre de la selección del modelo en el cálculo de las estimas, se promediaron estos dos modelos (con dos y tres clases de edad) cuyos $\Delta QAIC_c$ eran inferiores a dos. Las estimas así calculadas corresponden a supervivencias anuales para un peso medio en el momento de marcaje. Dichos resultados aparecen en la Tabla 5.6. Aunque la diferencia en la supervivencia entre las dos primeras clases de edad es significativa (los intervalos de confianza -IC- de ambas estimas no solapan), no sucede así para la tercera clase de edad. Tampoco en el caso de las estimas entre sexos correspondientes a la misma edad. Esto nos indica que la transición entre el primer año de vida y el segundo supone un aumento importante en la supervivencia, pero la menor supervivencia experimentada por los machos con respecto a las hembras, así como la disminución en la supervivencia entre los 2 años y los 3 años de edad en adelante, no resulta ser tan clara.

Tabla: 5.5. Resultados de la selección de modelos para la supervivencia anual de la muestra juvenil (1995-2005). Los modelos evaluados muestran la influencia aditiva del *sexo*, la *edad*, el *año de marcaje* (t) y el *peso* en el momento de marcaje. El valor de p_i representa el peso de cada uno de los modelos, y K el número de parámetros incluido en dicho modelo. La ordenación de los modelos se ha realizado de forma ascendente, utilizando $\Delta QAIC_c$ (logaritmo de la verosimilitud corregido por sobredispersión, $\hat{c}=3,73$). La parsimonia del modelo aumenta a medida que disminuye el valor de $\Delta QAIC_c$. Las estimas de los parámetros correspondientes a un promedio de los modelos cuyo $\Delta QAIC_c$ es inferior a 2 aparecen en la Tabla 5.6.

<i>Modelo</i>	<i>QAIC_c</i>	<i>ΔQAIC_c</i>	<i>p_i</i>	<i>Verosimilitud del modelo</i>	<i>K</i>	<i>QDevianza</i>
<i>S</i> (<i>sexo</i> + 2 <i>clases edad</i> + <i>peso</i>)	108,39	0	0,67945	1,0000	4	100,28
<i>S</i> (<i>sexo</i> + 3 <i>clases edad</i> + <i>peso</i>)	110,03	1,64	0,29973	0,4411	5	99,86
<i>S</i> (<i>sexo</i> + <i>edad</i>)	115,46	7,07	0,01983	0,0292	7	101,15
<i>S</i> (<i>sexo</i> * <i>edad</i>)	122,64	14,25	0,00055	0,0008	11	99,92
<i>S</i> (.)	123,76	15,37	0,00031	0,0005	1	121,75
<i>S</i> (<i>sexo</i>)	125,41	17,02	0,00014	0,0002	2	121,38
<i>S</i> (<i>sexo</i> + <i>edad</i> * t)	142,07	33,68	0,00000	0,0000	22	95,22
<i>S</i> (<i>sexo</i> * <i>edad</i> * t)	280,52	172,13	0,00000	0,0000	79	80,10



Tabla 5.6. Estimaciones de supervivencia anual (\hat{S}_i), error estándar (ES) e intervalos de confianza al 95% (IC) reconstituidos desde la escala “logit” procedentes del promedio de los mejores modelos ($\Delta QAIC_c < 2$) mostrados en la Tabla 5.5. Estas estimaciones corresponden a la muestra juvenil e incluyen dos o tres clases de edad y sexo como factores, además de peso como covariable. Las estimaciones están basadas en un valor medio de peso en el marcaje.

	\hat{S}_i	ES	$IC\ Sup.\ 95\%$	$IC\ Inf.\ 95\%$	CV
♂ primer año	0,45	0,11	0,26	0,65	0,74
♂ 2 años	0,88	0,07	0,66	0,96	0,24
♂ > 3 años	0,85	0,06	0,68	0,94	0,24
♀ primer año	0,51	0,11	0,30	0,71	0,70
♀ 2 años	0,90	0,06	0,71	0,97	0,20
♀ > 3 años	0,88	0,06	0,72	0,96	0,20

Supervivencia juvenil durante el primer año de vida y densidad de coespecíficos

Cuando se consideran sólo los datos para el primer año de vida (desde que los pollos cuentan con 3-4 meses de edad –mes de septiembre– hasta un año después) y se incluyen como factores el “sexo” y el “año de marcaje”, los modelos que presentan un mejor ajuste, *a priori*, son $S_{(.)}$ y $S_{(sexo)}$, en ese orden. Es a estos modelos a los que se les añade la covariable “peso”.

Tabla 5.7. Modelos más parsimoniosos ($\Delta QAIC_c < 2$) para la muestra juvenil, que incluyen los efectos del sexo así como la covariable “peso”, tras la correspondiente corrección por sobredispersión ($\hat{c}=1,43$)

Modelo	$\Delta QAIC_c$
1) $S_{(sexo+peso)}$	0,00
2) $S_{(peso)}$	0,56

Finalmente, sobre los modelos más parsimoniosos que incluyen el “peso” ($\Delta QAIC_c$ inferior a dos; Tabla 5.7) se añadió la covariable “densidad” y su término cuadrático. El resultado final aparece en la Tabla 5.8.

No se observa un fuerte apoyo hacia ninguno de los modelos evaluados, estando repartidos los pesos, principalmente, entre los cinco primeros (cuya suma de pesos es de 0,86 y su $\Delta QAIC_c$ inferior a dos). Estos cinco modelos

incluyen el factor “sexo”, las covariables “peso” y “densidad”, así como el término cuadrático de esta última. Como ya sucediera en los modelos descritos anteriormente, el “año de marcaje” no queda incluido dentro de ninguno de los “mejores” modelos.

El término cuadrático de la densidad no mejora el ajuste de los modelos, de manera que una relación no lineal entre densidad y supervivencia no encuentra un apoyo fuerte por parte de los datos. El modelo más parsimonioso - $S_{(sexo + peso + dens)}$ - representa la supervivencia como una función lineal de la densidad. Los coeficientes para este modelo más parsimonioso son los siguientes:

$$\text{logit } \hat{S}_i = 0,41 - 0,94 (\text{sexo}) + 0,77 (\text{peso}) + 0,33 (\text{densidad})$$

$$(0,34) \quad (0,56) \quad (0,30) \quad (0,20)$$

Debajo de cada estima y entre paréntesis figura su correspondiente error estándar (ES). Los machos están representados por “sexo” = 1 mientras que las hembras lo hacen por “sexo” = 0.

Utilizando esta ecuación se reconstituyeron los valores de supervivencia a la escala original desde la “logit” ($\hat{S} = e^{\text{logit } \hat{S}_i} / 1 + e^{\text{logit } \hat{S}_i}$). Como los coeficientes de las covariables están basados en valores estandarizados, previo a la restitución de los valores fue necesario sustraer de los coeficientes de las covariables su valor medio y dividir la cantidad resultante por la desviación típica de la covariable.

Se aplicaron tres valores de peso basados en la muestra de pollos marcados: mínimo (950g), medio (1.800g) y máximo (3.700g). A partir de estos valores se calcularon las supervivencias correspondientes para distintos rangos de densidad, haciendo uso de la ecuación reconstituida anteriormente. En la Figura 5.1 se puede observar que, cuanto mayor es el peso en el marcaje, mayor es la supervivencia, haciéndose las diferencias sexuales en esta tasa, así como las provocadas por la densidad, más pequeñas. La densidad tiene un efecto positivo (con mayores tasas de supervivencia a medida que la densidad aumenta), y lineal (ya que la inclusión del término cuadrático no mejoró el ajuste del modelo).



Tabla 5.8. Resultados del efecto de la densidad de coespecíficos sobre la mortalidad durante el primer año de vida (muestra de 1995-2005). Los modelos evaluados muestran la influencia aditiva del *sexo*, la *edad*, el *año* de marcaje (*t*), el *peso* en el momento de marcaje y la *densidad* (medida como el número de coespecíficos en el *lek* de nacimiento). El valor de p_i es el peso del modelo y K el número de parámetros. La ordenación de los modelos se ha realizado de forma ascendente, utilizando $\Delta QAIC_c$ (logaritmo de la verosimilitud corregido por sobredispersión, $\hat{c}=1,43$). La parsimonia del modelo aumenta a medida que disminuye el valor de $\Delta QAIC_c$.

<i>Modelo</i>	$QAIC_c$	$\Delta QAIC_c$	p_i	<i>Verosimilitud del modelo</i>	K	$QDevianza$
$S_{(sexo + peso + dens)}$	150,94	0,00	0,25842	1,0000	4	142,68
$S_{(sexo + peso)}$	151,58	0,63	0,18832	0,7287	3	145,42
$S_{(peso + dens)}$	151,76	0,82	0,17166	0,6643	3	145,60
$S_{(peso)}$	152,14	1,20	0,14212	0,5500	2	148,06
$S_{(sexo + peso + dens + dens2)}$	152,91	1,97	0,09655	0,3736	5	142,51
$S_{(peso + dens + dens2)}$	153,61	2,66	0,06828	0,2642	4	145,34
$S_{(.)}$	154,12	3,17	0,05288	0,2046	1	152,09
$S_{(sexo)}$	156,13	5,18	0,01934	0,0748	2	152,05
$S_{(sexo + t)}$	161,59	10,65	0,00126	0,0049	10	140,09
$S_{(t)}$	161,74	10,80	0,00117	0,0045	10	140,23
$S_{(sexo * t)}$	183,17	32,22	0,00000	0,0000	20	136,99

Sin embargo, la influencia de la densidad es despreciable si se la compara con el efecto que el peso en el marcaje presenta en la supervivencia de los jóvenes (los modelos que contienen “peso” presentan los p_i más elevados, mientras que no existe una diferencia clara entre los modelos que incluyen o no la densidad). Por otro lado, atendiendo a la correlación entre el peso en el marcaje y la densidad de ejemplares en el *lek*, se observa que, aun no siendo significativa ($p=0,17$), presenta signo negativo ($r_s = -0,11$).

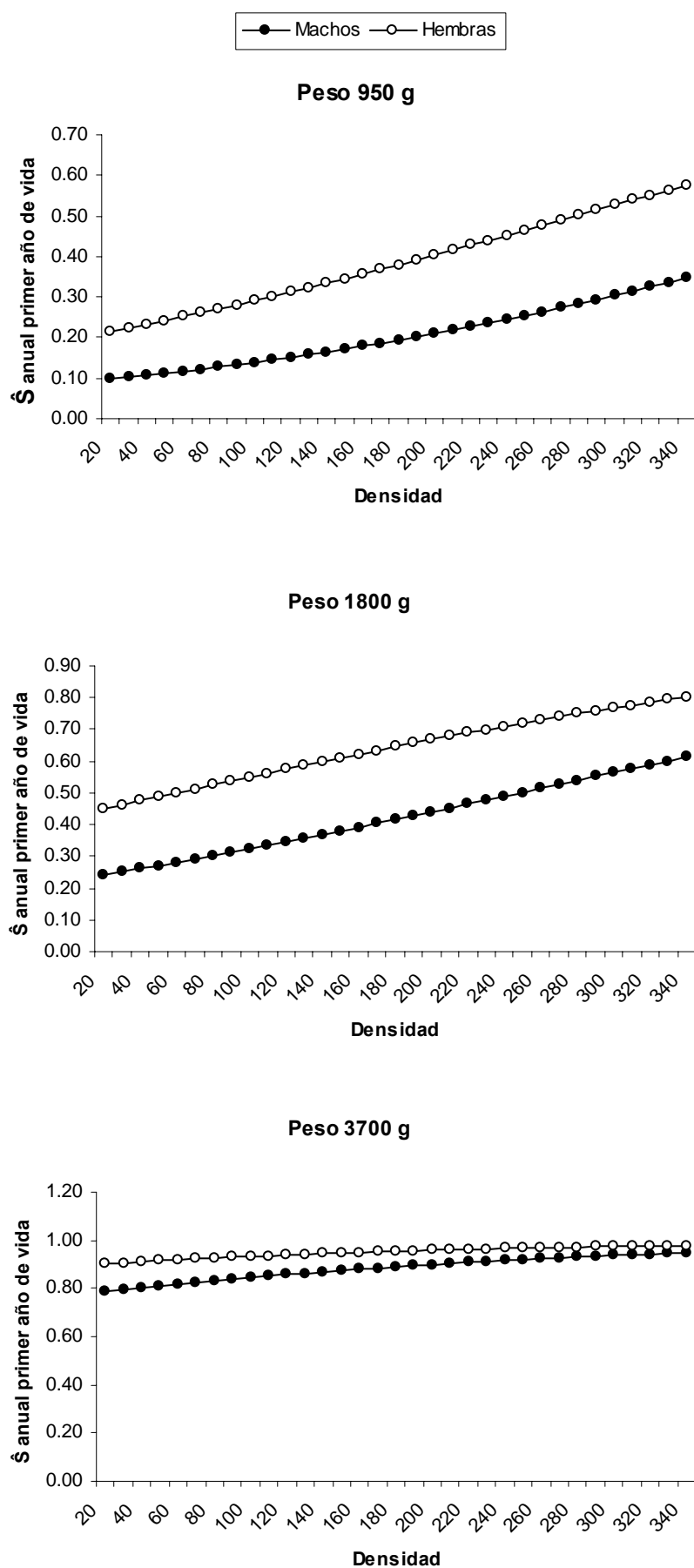


Figura 5.1: Valores de supervivencia anual predichos para el primer año de vida de jóvenes de avutarda, basados en el modelo $\hat{S} = \beta_0 + \beta_1(\text{sexo}) + \beta_2(\text{peso}) + \beta_3(\text{densidad})$ (Tabla 5.9).

Los datos corresponden al período 1995-2005. La densidad se ha medido como número de coespecíficos en el *lek* de nacimiento. Los valores de peso corresponden a pesos mínimo, medio y máximo en el momento del marcaje.



Supervivencia adulta

Tasas de supervivencia anual

A partir de los datos de la muestra adulta, corrigiendo por el factor de sobredispersión ($\hat{c}=2,21$), se observa que el modelo más parsimonioso es el que contiene “sexo” como único factor (peso $QAIC_c$ del modelo de 0,75). Este modelo proporciona unas estimas de supervivencia de 0,73 (ES=0,06) y de 0,87 (ES=0,04) para machos y hembras, respectivamente (Tablas 5.10 y 5.11). Cuando utilizamos la función identidad para el cálculo de las estimas de supervivencia anual, el valor de la pendiente correspondiente al factor “sexo” equivale al efecto de dicho factor en la supervivencia (White & Cooch 2001). Este efecto presenta un valor medio de -0,14 (ES= 0,07; IC 95% de -0,27; -0,006) y de acuerdo con la codificación seguida para los sexos, indica que hay una reducción del 14% en la supervivencia anual de los machos adultos con respecto a la de las hembras. El efecto resulta estadísticamente significativo, ya que el valor nulo no queda incluido dentro del intervalo de confianza de la estima de dicha pendiente, aunque los valores de las estimas de supervivencia para ambos sexos tienen intervalos de confianza que solapan ligeramente entre sí (Tabla 5.9) (White & Cooch 2001).

Tabla 5.9. Resultados de la selección de modelos para la supervivencia anual de la muestra adulta (1999-2005). Los modelos evaluados muestran un fuerte efecto del “sexo” en la supervivencia. El valor de p_i representa el peso del modelo y K el número de parámetros. La ordenación de los modelos se ha realizado de forma ascendente, utilizando $\Delta QAIC_c$ (logaritmo de la verosimilitud corregido por sobredispersión; $\hat{c}=2,21$). La parsimonia del modelo aumenta a medida que disminuye el valor de $\Delta QAIC_c$. Las estimas de los parámetros correspondientes al modelo más parsimonioso aparecen en la Tabla 5.10.

Modelo	$QAIC_c$	$\Delta QAIC_c$	p_i	Verosimilitud del modelo	K	QDevianza
$S_{(sexo)}$	138,67	0	0,75516	1,0000	2	8,35
$S_{(.)}$	141,01	2,34	0,23493	0,3111	1	12,71
$S_{(sexo + t)}$	148,75	10,08	0,00489	0,0065	8	6,00
$S_{(sexo + t + productividad)}$	149,46	10,79	0,00343	0,0045	9	4,592
$S_{(t)}$	151,18	12,51	0,00145	0,0019	7	10,54
$S_{(sexo * t)}$	155,68	17,01	0,00015	0,0002	14	0,00

Tabla 5.10. Estimaciones de supervivencia anual (\hat{S}_i), error estándar (ES) e intervalos de confianza al 95% (IC) del modelo más parsimonioso $-S_{(sexo)}$ - procedente de la muestra adulta (Tabla 5.9).

	\hat{S}_i	ES	IC Sup. 95%	IC Inf. 95%	CV
♂ adultos	0,73	0,06	0,60	0,83	0,21
♀ adultas	0,87	0,04	0,78	0,93	0,11

A continuación, se determinó si existía correlación entre la fecundidad y la supervivencia adulta en las poblaciones de estudio. Para ello se incluyó en el modelo para la mortalidad adulta $S_{(sexo + t)}$ la productividad media anual, en forma de una covariable. De este modo, se forzó a las estimaciones de supervivencia de la muestra adulta a ser función de la productividad, generándose un nuevo modelo. De la ordenación de modelos presentada en la Tabla 5.9 se deriva que, la incorporación de la productividad en el modelo de supervivencia adulta, produce un peor ajuste del modelo a los datos, por lo que la productividad y la tasa de supervivencia anual en los adultos no guardan relación.

Tasas de supervivencia mensual

Puesto que en los modelos anuales no se observó un efecto significativo del año sobre la supervivencia adulta, no se incluyó este factor en los modelos mensuales, de manera que se agruparon todos los meses de los diferentes años de estudio.

En la Tabla 5.11 puede apreciarse que el modelo que incluye el “mes” y el “sexo” es el más parsimonioso con diferencia, estando fuertemente apoyado por los datos ($pi=0,96$). El efecto del “sexo” y el “mes” es aditivo, por lo que la influencia del “sexo” sobre la mortalidad es igual a lo largo de todos los meses del año, siendo la supervivencia femenina siempre superior a la de los machos (Figura 5.2).



Tabla 5.11: Resultados de la selección de modelos para la supervivencia mensual de la muestra adulta (1999-2005). Los modelos evaluados muestran un fuerte efecto del “mes” en la supervivencia. El valor de p_i representa el peso del modelo y K el número de parámetros. La ordenación de los modelos se ha realizado de forma ascendente, utilizando $\Delta QAIC_c$ (logaritmo de la verosimilitud corregido por sobredispersión, $\hat{c}=0,80$). La parsimonia del modelo aumenta a medida que disminuye el valor de $\Delta QAIC_c$.

Modelo	$QAIC_c$	$\Delta QAIC_c$	p_i	Verosimilitud del modelo	K	$QDevianza$
$S_{(sexo+mes)}$	814,36	0,00	0,95745	1,0000	13	171,25
$S_{(sexo*mes)}$	821,60	7,24	0,02559	0,0267	24	156,25
$S_{(mes)}$	823,52	9,17	0,00979	0,0102	12	182,43
$S_{(sexo)}$	824,17	9,81	0,0071	0,0074	2	203,16
$S_{(.)}$	833,22	18,86	0,00008	0,0001	1	214,21

Cuando atendemos a la evolución de las tasas de mortalidad a lo largo del año (Figura 5.2), se aprecia que la supervivencia es máxima desde finales del otoño y durante el invierno (meses de octubre a febrero) y que a comienzos de la época reproductora (marzo) va en descenso, progresivamente, hasta alcanzar un mínimo durante el mes de julio. A finales del verano las tasas de supervivencia vuelven a aumentar.

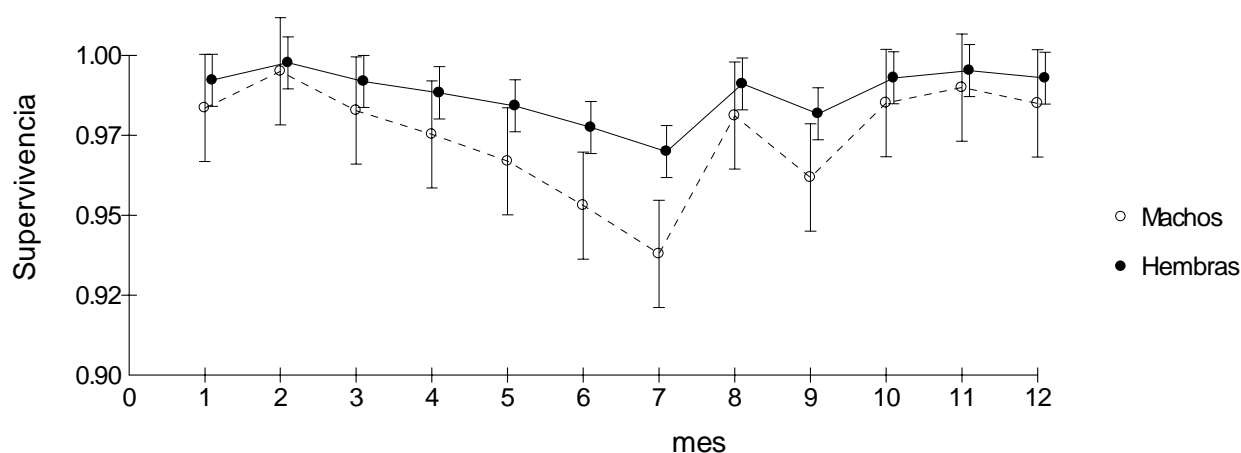


Figura 5.2. Estimaciones de las tasas de supervivencia mensuales para la muestra adulta (años 1999-2005) derivadas del modelo aditivo que incluye el *mes* y el *sexo*, $S_{(sexo+mes)}$. Este modelo es el más parsimonioso de los planteados, con un peso (p_i) = 0,96. Las barras verticales indican la desviación estándar de la estima. La numeración de los meses comienza en “enero” (mes 1) y termina en “diciembre” (mes 12).

Tabla 5.12. Estimaciones de las tasas de supervivencia mensuales (\hat{S}_i), y su correspondiente error estándar (ES), derivadas del modelo aditivo que incluye el *mes* y el *sexo*, $S_{(sexo+mes)}$ (el más parsimonioso, ver Tabla 5.11) para la muestra adulta (años 1999-2005).

<i>Mes</i>	$\hat{S}_i \text{ ♂♂}$	$ES \text{ ♂♂}$	$\hat{S}_i \text{ ♀♀}$	$ES \text{ ♀♀}$
Enero	0,984	0,009	0,992	0,004
Febrero	0,995	0,004	0,998	0,002
Marzo	0,983	0,008	0,992	0,004
Abril	0,975	0,009	0,988	0,005
Mayo	0,967	0,011	0,984	0,006
Junio	0,953	0,013	0,977	0,007
Julio	0,938	0,015	0,970	0,008
Agosto	0,981	0,008	0,991	0,004
Septiembre	0,962	0,012	0,982	0,006
Octubre	0,985	0,008	0,993	0,004
Noviembre	0,990	0,006	0,995	0,003
Diciembre	0,985	0,008	0,993	0,004

Causas específicas de mortalidad: colisión contra líneas eléctricas y caza

Para el cálculo de las causas específicas de mortalidad se consideró la muestra adulta y, además, se incluyeron los individuos de la muestra juvenil que alcanzaron los tres años de edad (clase de edad adulta, de acuerdo con los resultados obtenidos previamente). Un 27% de las 83 muertes registradas (15 del total) se debieron a causas desconocidas que no pudieron asignarse a ninguna de las categorías definidas. De las 61 restantes, en el 26% no hubo intervención humana, mientras que en las demás sí que se observó algún tipo de manipulación (aunque no pudiera determinarse si esta fue o no la razón de la muerte del ejemplar) o causa de origen humano.

Las diferencias sexuales existentes en la mortalidad con “intervención humana” (41% en el sexo femenino frente al 59% en los machos) no son estadísticamente significativas (test exacto de Fisher, $p=0,34$). A pesar de la ausencia de significación, los machos parecen ser más sensibles a los dos factores de mortalidad no natural y presentan tasas de mortalidad por colisión y por caza más elevadas que las de las hembras (Tabla 5.13).



Tabla 5.13. Mortalidad producida por factores específicos (en tanto por uno), calculada como la proporción de muertes debidas a un factor determinado multiplicada por la tasa de mortalidad anual adulta ($1-\hat{S}_i$) de la Tabla 5.10.

<i>Causas de mortalidad</i>	<i>Hembras</i>	<i>Machos</i>
<i>Sin intervención humana</i>	0,022	0,056
<i>Con intervención humana</i>		
<i>Caza</i>	0,004	0,020
<i>Colisión</i>	0,035	0,066
<i>Otros sin determinar</i>	0,043	0,051
<i>Desconocida</i>	0,030	0,076
<i>Número de individuos muertos</i>	30	53

DISCUSIÓN

Efecto de la edad

Al igual que para muchas otras especies de aves que presentan larga esperanza de vida, en las poblaciones de avutarda del área de estudio la supervivencia juvenil es inferior a la supervivencia adulta (Gaillard 1998, Olsson & Jeugd 2002, Morrison 2003, Nicoll *et al.* 2003). De este modo, y como ya mostraran Martín *et al.* (2007), se observa un claro aumento en la supervivencia desde el primer año de vida en adelante (Tabla 5.6). Debido a su corta edad, durante ese primer año las jóvenes avutardas son más vulnerables a la depredación y a otros factores de mortalidad, incluso considerando el primer año de seguimiento desde los 3-4 meses de edad (mes de septiembre), cuando el período de máxima mortalidad juvenil ya se ha producido (Martín 2001, Martín *et al.* 2007). Esta supervivencia durante el primer año de vida es superior en las hembras con respecto a los machos. Después de este primer año de vida, el sesgo sexual en la supervivencia se difumina, aunque la mortalidad del sexo masculino continua siendo ligeramente más elevada. La supervivencia vuelve a presentar marcadas diferencias sexuales en los ejemplares adultos, de manera que la mortalidad de los machos es un 14% superior a la de las hembras. Las estimas de supervivencia durante el segundo año de vida derivadas de este estudio (0,88 para machos y 0,90 en el caso de las hembras) son menos conservativas que las determinadas utilizando el estimador de Kaplan-Meier en una muestra más amplia que incluye el presente conjunto de datos (valor medio de entorno a 0,91 para ambos sexos, de acuerdo con los resultados de Martín *et al.* 2007). Sin embargo, el uso en el presente trabajo de un estimador estadístico para obtener parámetros de supervivencia (análisis haciendo uso del programa MARK), permite incorporar diversos factores (como el sexo o clases de edad) y

obtener estimas que pueden utilizarse con mayor seguridad en el desarrollo de Análisis de Viabilidad de Poblaciones (Morrison 2003).

Las diferencias en la supervivencia entre el segundo y tercer año de vida muestran que existe un aumento de la mortalidad a partir de esta clase de edad, aunque dicho aumento no es tan patente como la reducción que tiene lugar entre el primer y el segundo año de vida. A pesar de que las diferencias en las estimas para ambas edades son pequeñas, este descenso de la supervivencia en clases de edad avanzadas está apoyado por las estimas encontradas para la muestra de individuos marcados como adultos. En las hembras, las supervivencias en la edad adulta, aunque ligeramente más bajas, resultan muy similares a las calculadas para el tercer año de vida, pero, en el caso de los machos adultos, estas estimas son claramente inferiores (Tablas 5.7 y 5.11).

En esta especie, al igual que en otras en las que la esperanza de vida es alta, la madurez sexual está retardada. En las poblaciones del área de estudio las hembras suelen realizar su primer intento de cría durante su segunda primavera, pero la cría con éxito no suele tener lugar hasta la tercera o cuarta primavera de la hembra (Magaña 2007). La cría debe de suponer para las hembras un alto coste, ya que sólo unas pocas logran reproducirse con éxito en años consecutivos (Morales *et al.* 2002). Los costes reproductivos explican por qué la mortalidad en las hembras adultas es más elevada a partir de los tres años de edad que durante el segundo año de vida. Estos costes reproductivos quedan reflejados en las tasas de supervivencia mensuales estimadas en nuestra área de estudio, que son inferiores durante la primavera y a comienzos del verano, coincidiendo con el período de puesta, incubación y primeros meses de vida de los pollos. Entre los costes reproductivos en los ejemplares del sexo femenino deben encontrarse incrementos en el riesgo de depredación. A pesar de que los individuos adultos prácticamente no sufren este tipo de mortalidad, durante la incubación se ha constatado la muerte de varias hembras en el área de estudio que podrían ser atribuidas a este factor (*obs. pers.*). La supervivencia alcanza valores mínimos durante los meses de junio y julio, momento que coincide con períodos de alta mortalidad juvenil (Martín 2001). Durante estos meses estivales, madres y pollos deben de ser especialmente vulnerables a causa de la cosecha del cereal, que tiene lugar a lo largo del mes de junio, y que conlleva la pérdida de lugares de refugio y alimentación.

La madurez sexual en los machos también se alcanza tarde, e incluso después que en las hembras (4-6 años de edad; Magaña 2007). En este caso, la mortalidad parece descender más allá del tercer año de vida, ya que la estima de supervivencia calculada para la muestra de ejemplares marcados como adultos es inferior a la de los jóvenes de la tercera clase de edad. A partir de caracteres fenotípicos, basados en machos de edad conocida que fueron marcados como jóvenes, se ha estimado la edad de aquellos machos marcados



en la etapa adulta (Alonso *et al.* 2006). Con estas estimas se calcula que la edad media de los machos de la muestra adulta a lo largo del período de seguimiento fue de cerca de 8 años. De tal manera, más allá del tercer año de vida, la mortalidad en los machos debe aumentar como consecuencia de la fuerte competencia intrasexual, provocada por el sistema de apareamiento altamente poligínico de tipo *lek* (Höglund & Alatalo 1995), hasta alcanzar los rangos detectados en la muestra de machos adultos (Tabla 5.10). La selección sexual y la intensidad de la competición para emparejarse pueden incrementar las mortalidades adultas, especialmente las de los machos (Liker & Székely 2005). Puesto que son los machos de más edad los que monopolizan los emparejamientos con las hembras (Magaña 2007) esta competencia entre machos debe de intensificarse a medida que el ejemplar se hace más viejo. Como la muestra de jóvenes no permitió considerar tasas más allá del sexto año de vida, esta disminución que tiene lugar a edades más avanzadas en los machos sólo ha quedado reflejada en las estimas derivadas de la muestra adulta.

Corroborando que los costes reproductivos deben de jugar un papel importante en la supervivencia de los machos, el período del año de máxima mortalidad en el sexo masculino tiene lugar también durante la primavera y principios del verano, y es máximo en el mes de julio. Las exhibiciones de los machos (denominadas popularmente como “ruedas”) son realizadas en numerosas ocasiones y, a menudo, durante períodos de tiempo prolongados a lo largo de la época de celo. A este desgaste energético se suman las agresiones entre los propios machos para establecer jerarquías dentro del *lek*, que a veces pueden terminar con ejemplares seriamente heridos (*obs. pers.*). Todo ello provoca también grandes costes reproductivos en el caso del sexo masculino, habiendo casos conocidos de machos adultos que, después de la primavera, son incapaces de volar (*datos propios*). Este elevado desgaste sufrido durante la época reproductora debe ser el responsable de las mayores tasas de mortalidad encontradas en los machos durante este período del año.

Efecto del sexo

El sesgo que se observa en las proporciones de sexos de las poblaciones de estudio (ver capítulo 1 en esta Memoria) no se produce en el nacimiento, ya que la proporción de sexos en el momento de la eclosión debe de ser 1:1 (Martín *et al.* 2007). Por lo tanto, el mayor número de hembras en relación a los machos existente es fruto de la mortalidad diferencial que sufren ambos sexos después de su nacimiento. Normalmente es el sexo que más invierte en el cuidado de las crías el que está más expuesto a riesgos de mortalidad (Lack 1968, Nur 1984, Olsson & Jeugd 2002). Pero la mortalidad puede diferir también entre sexos como consecuencia del dimorfismo sexual (Promislow *et al.* 1992, Olsson &

Jeugd 2002, Liker & Székely 2005). De este modo, aunque en la avutarda la inversión en cuidado parental es llevada a cabo en exclusiva por la hembra, el marcado dimorfismo, producto de la fuerte poliginia existente en la especie, conduce a proporciones de sexos en la población que están marcadamente sesgadas a favor de las hembras. La mortalidad diferencial estimada entre machos y hembras en la edad adulta está acorde con las observaciones poblacionales de la razón de sexos (ver capítulo 4 de la presente Memoria). El efecto del sexo es máximo en la muestra adulta, presentando el sexo masculino una reducción significativa en la supervivencia del 14% con respecto a las hembras. Sin embargo este efecto también se observa en la muestra de pollos. En un estudio previo se pudo observar que las mayores diferencias entre sexos en la mortalidad juvenil tienen lugar durante los primeros meses de vida, como consecuencia del dimorfismo sexual en tamaño de la especie (Martín *et al.* 2007). Este dimorfismo, que se manifiesta ya en etapas tempranas del desarrollo, provoca que los requerimientos energéticos y el ritmo de crecimiento sean diferentes en machos y hembras (Quaiser *et al.* 1998). Las supervivencias estimadas en este trabajo son las de los pollos desde su tercer o cuarto mes de vida, después de haber tenido lugar el período de máxima mortalidad juvenil y de máximo sesgo sexual en la supervivencia de los pollos (Martín *et al.* 2007), lo que explica el débil efecto del sexo encontrado en la supervivencia de la primera clase de edad estimada.

Las presiones selectivas que han conducido al dimorfismo sexual que existe actualmente en la especie actúan, fundamentalmente, sobre los machos, debido al sistema poligínico de apareamiento. Esta poliginia explica también que la población pueda mantenerse con tasas de crecimiento positivas, a pesar de las altas tasas de mortalidad encontradas entre los machos adultos (ver capítulo 4, 7 y 8 en esta Memoria). En la avutarda los machos compiten intensamente por las hembras, prediciendo en estos casos la teoría costes reproductivos mayores para el sexo masculino que para el femenino. Esto es lo que reflejan nuestros resultados, en los que las mortalidades aparecen sesgadas hacia el sexo masculino (Liker & Székely 2005).

Causas de mortalidad

La mortalidad natural que afecta a los ejemplares adultos de la especie es baja, en comparación con la que sufre la fracción juvenil de la población, adquiriendo las causas de origen humano un papel más importante en la mortalidad a partir del primer año de vida (Martín 2001, Martín *et al.* 2007).

Aunque la caza de la especie está prohibida en nuestro país desde los años 80, aún se produce la muerte de algunos ejemplares como consecuencia de la caza ilegal (furtiva o accidental durante la veda). Tradicionalmente el objeto



de la caza en esta especie son los machos, que son exhibidos como trofeo. Esto explica por qué la incidencia negativa de este factor es superior en los adultos del sexo masculino (Tabla 5.12). Los machos de más edad, además de sufrir más intensamente la competición intrasexual que los más jóvenes, están más expuestos al riesgo de mortalidad por caza, ya que el cazador busca el mejor trofeo, y el tamaño del macho, así como los caracteres sexuales secundarios que exhibe en primavera, dependen de la edad del ejemplar (Magaña 2007).

La colisión, especialmente contra líneas eléctricas aunque, en ocasiones, también tiene lugar con líneas de teléfono o vallados, supone por sí sola una mortalidad superior que la asignada a la categoría de “sin intervención humana”. Esta causa de mortalidad se ha identificado como la más importante durante la edad adulta en las poblaciones de estudio (y en los jóvenes, aunque con incidencia menor, también tiene un impacto negativo; Martín 2001, Alonso *et al.* 2003). Al igual que sucedía con la caza, los machos son más proclives a sufrir este tipo de accidentes que las hembras, debido a que son más pesados y tienen una peor maniobrabilidad en vuelo que sus compañeras. Además, realizan con más frecuencia movimientos dispersivos y estacionales (Martín 2001, Palacín 2007), con lo que incrementan sus riesgos de morir como consecuencia de este factor.

De este modo, a los costes reproductivos que provocan un sesgo sexual en la supervivencia de forma natural, hay que sumar causas de origen humano que inciden con mayor frecuencia en el caso del sexo masculino. Estas causas de mortalidad artificiales son relativamente importantes en nuestras poblaciones de estudio, puesto que las proporciones de sexos observadas en Madrid (2,4 hembras por macho) presentan un sesgo sexual a favor de las hembras muy superior en comparación con el registrado en poblaciones de otras áreas de la península con una menor presión humana (como en Villafáfila, en Zamora, donde las proporciones son de 1,7; ver capítulo 4 de la presente Memoria).

Efecto de la densidad

La reducción en la supervivencia juvenil suele ser el primer parámetro que se ve afectado al aumentar la densidad de población (Gaillard *et al.* 1998). La relación que encontramos entre el número de coespecíficos en el *lek* de nacimiento y la supervivencia durante el primer año de vida es lineal y positiva, aunque muy débil. Sin embargo, es el peso en el marcaje el que explica una mayor parte de la variabilidad en la supervivencia de los jóvenes. Esta variable sí que parece depender del número de individuos que habitan en el *lek* de nacimiento, ya que, aún no siendo estadísticamente significativa, guarda una relación negativa con el número de ejemplares del *lek*. Posiblemente, la influencia de la densidad en el peso (y por tanto en la supervivencia), sea más

evidente en edades más tempranas de los pollos, en las que se producen las mayores tasas de mortalidad juvenil (Martín *et al.* 2007) y que no han sido analizadas en el presente trabajo.

No obstante, esta débil relación positiva observada entre el número de coespecíficos y la supervivencia juvenil podría tener que ver con la existencia de una correlación también positiva entre el número de individuos en primavera y la calidad del hábitat, que implicaría un mayor éxito reproductor (pollos con mejor condición corporal y por tanto con más probabilidades de supervivencia) y una capacidad de carga superior.

Variabilidad temporal

Las evidencias disponibles indican que en especies con larga esperanza de vida la supervivencia adulta es menos variable que la supervivencia juvenil. Este patrón es, aparentemente, independiente de las principales causas próximas de mortalidad, y ocurre en poblaciones de diferentes taxones, en diferentes continentes y en distintos ambientes (Gaillard *et al.* 1998, Eberhardt 2002). La avutarda, que es una especie longeva y con bajas tasas de fecundidad, también sigue este patrón, de manera que la variabilidad interanual de la supervivencia en los adultos en esta especie es baja. El coeficiente de variación en la supervivencia de la muestra juvenil durante el primer año de vida es, entre tres y seis veces, superior al estimado para la muestra adulta, dependiendo de que se trate de machos o de hembras, respectivamente (Tablas 5.7 y 5.11).

Esta distinta variabilidad está causada por una respuesta diferente de la supervivencia adulta y juvenil a las variaciones ambientales, ya que, a diferencia de lo que sucede con los adultos, en especies que presentan larga esperanza de vida la supervivencia juvenil es más sensible a factores limitantes relacionados con la estocasticidad ambiental o con cambios en la densidad de población (Gaillard *et al.* 1998, Eberhardt 2002). Esto sugiere que se estaría favoreciendo, por selección natural, una reducción en la varianza de las tasas demográficas que tienen un mayor impacto en la tasa de crecimiento de la población (Saether & Bakke 2000, capítulos 7 y 8 de esta memoria).

Por otra parte, las causas que determinan la mortalidad juvenil y la adulta difieren, puesto que la variación interanual en la productividad y la supervivencia adulta no están correlacionadas. Como la productividad se ha medido como número de pollos contados en septiembre en relación al número de hembras vistas en este mes, dicha productividad está reflejando, no sólo el éxito de cría, sino la supervivencia de los jóvenes durante sus primeros meses de vida. Las principales diferencias en la supervivencia entre jóvenes y adultos



son los grandes requerimientos energéticos que tienen los pollos de avutarda, debido a que se encuentran en fase de crecimiento (Litzbarski & Litzbarski 1996) y el hecho de que son más vulnerables a la depredación que durante la edad adulta (hasta el punto de que cuando han completado su desarrollo prácticamente no tienen depredadores naturales en el área de estudio).

Aplicabilidad de las tasas estimadas

Con las estimas de las tasas de supervivencia y de su variabilidad, calculadas en este capítulo, se realizarán Análisis de Viabilidad de Poblaciones (capítulos 7 y 8) en los que se determinará la sensibilidad de estos y otros parámetros sobre la tasa de crecimiento de las poblaciones de estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Allee, W. C. [et al.]. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Saunders.
- Akaike, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. En: Petrov, B. N. & Csaksi, F. (eds.). *2nd International Symposium on Information Theory*: 267-281. Akademiai Kiado. Budapest.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2003b. Distribution, size and recent trends of the Great Bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola* 50(1): 21-29.
- Alonso, J. C., Magaña, M., Martín, C. A., Palacín, C. & Alonso, J. A. 2006. Field determination of age in male great bustards (*Otis tarda*) in spring. *European Journal of Wildlife Research* 52(1): 43-47.
- Anderson, D. R. & Burnham, K. P. 1999. General strategies for the analysis of ringing data. *Bird Study* 46: 261-270.
- Bennett, A. J. and Bennett, L. A. 1990. Survival rates and mortality factors of Florida sandhill cranes in Georgia. *North-American-Bird-Bander* 15: 85-88.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability análisis. *Annual Review Ecology Systematics* 23: 481-506.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 1998. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag. Nueva York.

- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag. Nueva York.
- Cooch, E. & White, G. 2001. *A Gentle Introduction (2nd edition) Program MARK. Analysis of data from marked individuals*.
<http://www.phidot.org/software/mark/docs/book>
- Dinsmore, S. J., White, G. C. & Knopf, F. L. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83 (12): 3476-3488.
- Eberhardt, L. L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83(10): 2841-2854.
- Edwards, A. W. F. 1992. *Likelihood. Expanded edition*. Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- Forero, M. G., Tella, J. L. & Oro, D. 2001. Annual survival rates of adult Red-necked Nightjars *Caprimulgus ruficollis*. *Ibis* 143: 273-277.
- Höglund, J. & Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press. Princeton.
- Gaillard, J. M., Festa-Blanchet, M. & Yoccoz, N. G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *TREE* 13: 58-63.
- Glutz U.N., Bauer K.M. & Bezzel E. 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 5. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt.
- Gould, W. R. & Nichols, J. D. 1998. Estimation of temporal variability of survival in animal populations. *Ecology* 79(7): 2531-2538.
- Hebblewhite, M., Percy, M. & Serrouya, R. 2003. Black bear (*Ursus americanus*) survival and demography in the Bow Valley of Banff National Park, Alberta. *Biological Conservation* 112: 415-425.
- Kaplan, E. L. & Meier, P. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association* 53: 457-481.
- Kenward, R. E. 2001. *A manual for wildlife radio tagging*. Academic Press. Londres.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.



- Lebreton, J. D., Pradel, R. & Clobert, J. 1993. The Statistical Analysis of Survival in Animal Populations. *TREE* 8(3): 91-94.
- Liker, A. & Székely, T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution*, 59(4): 890-897.
- Litzbarski, B. & Litzbarski, H. 1996. Zur Situation der Großtrappe *Otis tarda*. Deutschland. *Vogelwelt* 117 : 213-224.
- Magaña, M. 2007. *Comportamiento reproductivo de la Avutarda Común*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Madsen, J., Frederiksen, M. & Ganter, B. 2002. Trends in annual and seasonal survival of Pink-footed Geese *Anser brachyrhyncus*. *Ibis* 144: 218-226
- Martín, E. 1997. *Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, E. 1997. *Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A. 2001. *Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2007. Sex-biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *Journal of Avian Biology* 38: 335-346.
- Morales, M. B., Alonso, J. C. & Alonso, J. A. 2002. Annual productivity and individual female reproductive success in a Great Bustard *Otis tarda* population. *Ibis* 144: 293-300.
- Morrison, J. L. 2003. Age-specific survival of Florida's Crested Caracaras. *Journal of Field Ornithology* 74 (4): 321-330.
- Nicoll, M. A. C., Jones, C. G. & Norris, K. 2003. Declining survival rates in a reintroduced population of the Mauritius kestrel: evidence for non-linear density dependence and environmental stochasticity. *Journal of Animal Ecology* 72: 917-926.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology* 53: 479-496.

- Olsson, O. & Jeugd, H. P. 2004. Survival in king penguins *Aptenodytes patagonicus*: temporal and sex-specific effects of environmental variability. *Population Ecology* 132: 509-516.
- Palacín, C. 2007. *Comportamiento migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Pollock, K. H., Winterstein, S. R., Bunck, C. M. and Curtis, P. D. 1989. Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry desing. *Journal of Wildlife Management* 53: 7-15.
- Promislow, D. E. L., Montgomeri, R. D. Martin, T. E. 1992. Mortality costs of sexual dimorphism in birds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 250: 143-150.
- Quaisser, C., Lechner-Doll, M., Litzbarski, H. and Pitra, C. 1998. Wieviel Nahrung beno"tigt ein Großtrappen-Ku"ken (*Otis tarda*)? Artenschutzreport 8: 45_47.
- Saether, B. E. & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81(3): 642-653.
- Sæther, B.-E., and S. Engen. 2002. Patterns of variation in avian population growth rates. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 357:1185-1195.
- Shaub, M. & Pradel, R. 2004. Assessing the relative importante of different sources of mortality from recoveries of marked animals. *Ecology* 85(4): 930-938.
- Warren, P. K. and Baines, D. 2002. Dispersal, survival and causes of mortality in black grouse *Tetrao tetrix* in northern England. *Wildlife Biology* 8: 129-135.
- Wedderburn, R. W. M. 1974. Quasilikelihood functions, generalized linear models and the Gauss-Newton method. *Biométrica* 61: 439-47.
- White, G. C. & Garrott, R. A. 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press Inc. Nueva York.
- White, G. C. & Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Supplement: 120-138.
- White, G. C. 2000. Population viability analysis: data requirements and essential analyses. En: Boitani, L. & Fuller, T. K. (eds.). *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*: 288-331. Columbia University Press. Nueva York.



- White, G. C., A. B. Franklin, & T. M. Shenk. 2002. Estimating parameters of PVA models from data on marked animals. En: Beissinger, S. R. & McCullough, D. R. (eds.). *Population Viability Analysis*: 169-190. University of Chicago Press. Illinois.
- Zens, M. S. & Peart, D. R. 2003. Dealing with death data: individual hazards, mortality and bias. *TREE* 18(7): 366-373.



Capítulo 6

Estructura espacial de la metapoblación. Modelo predictivo de la abundancia de avutardas

INTRODUCCIÓN

La pérdida de hábitat producida por cambios climáticos y, en especial, por transformaciones humanas del medio, es uno de los principales problemas de conservación que afectan a las especies en la actualidad (Pimm & Raven 2000, Pimm *et al.* 2001, Lewis 2006). Por eso, identificar cuál es el hábitat adecuado que permita la supervivencia de poblaciones viables de una especie es prioritario cuando se trata de conservar.

Las especies de aves ligadas a medios agrícolas en Europa han sufrido un declive durante el último siglo que ha estado unido a la intensificación de las prácticas agrarias, a consecuencia de la cual, se han producido importantes cambios en los usos del suelo y en la estructura del paisaje (Fuller *et al.* 1995, Chamberlain *et al.* 2000, Siriwardena *et al.* 2000, Benton *et al.* 2003, Heikkinen *et al.* 2004). La avutarda es un ave esteparia que ocupa medios agrícolas, tanto en nuestro país como en el resto de Europa. Sus poblaciones han sufrido marcados descensos demográficos en las últimas décadas, debido a la destrucción y fragmentación del hábitat por intensificación de la agricultura, pero también por la expansión de infraestructuras humanas (Heredia 1996, BirdLife International 2000, 2001, 2006, Kollar 2006). Sin embargo, estudios previos han mostrado la existencia de zonas con hábitat adecuado para la especie que permanecen desocupadas, como consecuencia de un patrón de atracción coespecífica (Lane *et al.* 2001). Teniendo en cuenta la velocidad a la que se produce la pérdida de hábitat para la especie (por abandono del cultivo de secano, por el desarrollo urbanístico e industrial, así como por la construcción de infraestructuras) es fundamental identificar aquellas áreas adecuadas que se encuentran desocupadas en la actualidad, para así proteger, no sólo los lugares que la avutarda ocupa en el presente, sino los potencialmente colonizables en el futuro, y que, de acuerdo con la teoría de metapoblaciones, garanticen la supervivencia de la avutarda en la Comunidad de Madrid a largo plazo (manteniendo la metapoblación a través de un equilibrio entre las extinciones y las recolonizaciones que tienen lugar en las poblaciones locales que integran la metapoblación; Hanski 1999). De este modo se daría también oportunidad al crecimiento, y no sólo al mero mantenimiento, de las poblaciones actuales.

En este capítulo, como objetivo general, se pretende elaborar un modelo predictivo de la densidad de avutardas durante el período reproductor (en la primavera temprana) que, posteriormente (capítulo 7 de la presente memoria), permita establecer la estructura espacial de la metapoblación de estudio, determinando aquellas áreas adecuadas para la especie que permanecen desocupadas en la actualidad, así como identificar el efecto de cambios futuros en el hábitat adecuado para la avutarda en el área de estudio.

El desarrollo de modelos de presencia para la avutarda utilizando variables derivadas de un SIG ha sido el objeto de varios trabajos previos (ver Osborne *et al.* 2001, Suárez-Seoane *et al.* 2002, Suárez-Seoane *et al.* 2004). No obstante, estos modelos sólo evaluaban la posible presencia de la especie, sin tener en cuenta su abundancia y, aunque hacían mención a la importancia de la variabilidad temporal en la selección del hábitat (Osborne 2005), debido a los datos disponibles, sólo pudieron tomar en consideración la variabilidad estacional, y no la existente a lo largo de varios años diferentes. La selección de hábitat en la avutarda no sólo varía a lo largo del año (Palacín 2007) sino que también puede hacerlo entre años, debido a fluctuaciones en la cantidad o en la distribución local de los recursos. Estas variaciones pueden afectar a la distribución de la abundancia de las especies por lo que, no tener en consideración dicha variación, puede conducir a un ajuste pobre de los modelos o a inferencias inapropiadas (Boyce *et al.* 2002). Por otra parte, la variabilidad del ambiente puede ser, en sí misma, un factor seleccionado, positiva o negativamente, por la especie. Suárez-Seoane *et al.* (2004) examinan la variabilidad entre lugares con presencia y lugares con ausencia de avutardas, y encuentran que los parches vacíos y ocupados que están definidos como hábitat adecuado a escala local (Lane *et al.* 2001) y a escala de paisaje (Osborne *et al.* 2001, Suárez-Seoane *et al.* 2002), pueden distinguirse por su estabilidad temporal a nivel estacional, incluso cuando aparentemente parecen idénticos.

Teniendo en cuenta todas estas consideraciones se realizaron una serie de modelos que permitieran predecir la densidad de la especie (y no sólo su presencia) durante el período reproductor, así como describir la estructura espacial de la metapoblación dentro del área de estudio. Con estos modelos se persiguieron también los siguientes objetivos específicos: 1) explorar la influencia de la variabilidad temporal en la selección del hábitat reproductor por parte de las avutardas, 2) estudiar el grado de consistencia interanual en las predicciones del modelo y 3) estimar la influencia de la acumulación de datos de varias temporadas reproductoras diferentes sobre la capacidad predictiva del modelo (Boyce *et al.* 2002).



METODOLOGÍA

Las aproximaciones de modelación tienen un importante papel en los estudios de aves en diferentes ambientes, incluidos los medios agrícolas, porque permiten evaluar factores clave en el mantenimiento de la diversidad de las especies y elaborar predicciones espaciales útiles en planes de conservación (Van Dorp & Opdam 1987, Ormerod & Watkinson 2000, Opdam & Wiens 2002, Suárez-Seoane *et al.* 2002, Rushton *et al.* 2004, Heikkinen *et al.* 2004) y en la determinación de patrones de abundancia (Chamberlain *et al.* 2000).

De acuerdo con Guisan y Zimmerman (2000) la modelación de la distribución de las especies es una metodología apropiada a la hora de evaluar la idoneidad del hábitat en función de características ambientales. En un modelo de predicción del hábitat para una especie se considera, simultáneamente, información de la distribución actual de la abundancia de una especie dentro de un área dada y la información de diversas variables ambientales donde las especies están presentes o ausentes. El modelo establece así una unión directa entre la abundancia de una especie y características ambientales de las localizaciones dentro del área de estudio, permitiendo la evaluación de cambios en la distribución de las especies bajo diferentes escenarios (Brotons *et al.* 2004).

Se desarrollaron modelos de selección de hábitat usando datos de densidades por km², procedentes de censos realizados en la primavera temprana (mediados del mes de marzo, ver capítulo 4) desde 1997 hasta 2006. Se eligió este momento del año para el cálculo de la estructura espacial de la metapoblación porque el 50% de las hembras, y el 80% de los machos de Madrid y alrededores, realizan movimientos estacionales de diversa consideración, por lo que no permanecen en las zonas reproductoras durante el resto del año, sino que se desplazan a lugares de veraneo e invernada; Palacín 2007).

Área de estudio y resolución espacial

Los límites del área de estudio quedaron definidos por zonas con presencia y ausencia de la especie de la Comunidad de Madrid, así como áreas adyacentes de las provincias limítrofes en Castilla la Mancha (Guadalajara, Cuenca y Toledo), que contenían todas las poblaciones locales que integran la metapoblación de estudio (capítulo 4 de la presente Memoria). Para la elección de la extensión del estudio (límite de resolución superior, Wiens 1989) hay que tener en cuenta la distancia de migración de la especie, que determina, además de la capacidad de recolonización, la escala espacial de la metapoblación (Hanski 1999). A partir de la estructura genética de las poblaciones puede inferirse información acerca de los patrones dispersivos que tienen lugar (Martín 2001). Estudios previos de los haplotipos de ADN mitocondrial existentes en las poblaciones de estudio (Martín 2001, Martín *et al.* 2002) encontraron haplotipos diferentes de los linajes maternos identificados en dos machos adultos de la metapoblación, por lo que existe la posibilidad de que haya una entrada de ejemplares desde fuera del sistema. Sin embargo, los ejemplares juveniles y adultos marcados dentro del área de estudio (más de 400 hasta la fecha) nunca se han establecido como adultos reproductores más allá de los límites definidos en el presente capítulo (Figura 6.1).

Por otra parte, el tamaño de grano (límite inferior en la resolución del estudio) debe ser una escala relevante para el organismo como, por ejemplo, su área de campeo (Dunning *et al.* 1995). Atendiendo a los datos de radioseguimiento diarios de los ejemplares marcados (jóvenes mayores de un año y adultos de ambos sexos) la distancia media diaria a la que se desplaza un individuo está entorno a los 0,8 km (datos propios). Por esta razón, siguiendo otros trabajos previos (Osborne *et al.* 2001), se eligió como tamaño de grano cuadrículas de 1 km², para las que se midió la densidad de la especie a lo largo del período de estudio, así como diferentes variables climáticas, topográficas y de uso del suelo.

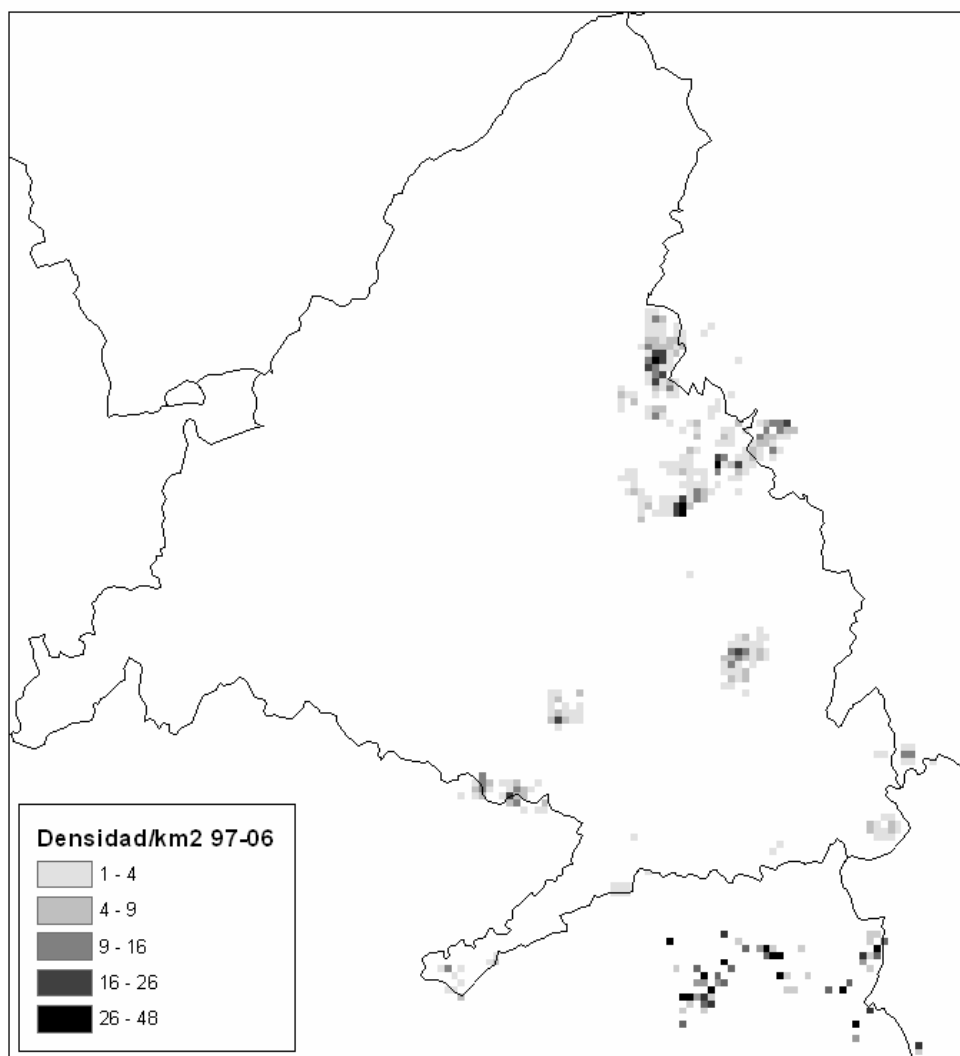


Figura 6.1. Densidad media de avutardas por km² durante la época reproductora (período 1997-2006). Los datos de la provincia de Toledo (zona de la “Mesa de Ocaña”, en el sureste del área de estudio) corresponden a una única primavera (año 2006).

Autocorrelación espacial

La autocorrelación espacial debe tenerse en cuenta cuando se modela la distribución de las especies (Keitt *et al.* 2002). Este fenómeno, que tiene lugar en los procesos ecológicos, implica que dos localizaciones próximas son más parecidas entre sí que a una tercera más alejada por un efecto puramente geográfico (Legendre 1993). La autocorrelación espacial puede ser producto, tanto de variables ambientales no medidas, como de procesos bióticos endógenos que producen agregación espacial (Miller & Franklin 2002, Olivier & Wotherspoon 2005). Estos patrones de ocupación pueden estar producidos, al menos en parte, por una distribución histórica de las especies, por interacciones interespecíficas o intraespecíficas (como la atracción coespecífica o la dispersión natal) o porque zonas adyacentes compartan un ambiente similar (Legendre *et al.* 2002). Esta autocorrelación es una característica frecuentemente observada en datos biológicos espacialmente muestreados (Augustin *et al.* 1996, Diniz-Filho *et al.* 2003, Heikkinen *et al.* 2004) que puede dificultar la identificación de relaciones entre las especies y el ambiente (Legendre & Fortin 1989), ya que los métodos clásicos para cuantificar dichas relaciones asumen la independencia de las observaciones. Los modelos que consideran de forma explícita la autocorrelación espacial pueden reducir el sesgo en las predicciones, además de incrementar la precisión (Keitt *et al.* 2002). Esto es especialmente importante en especies que tienen un comportamiento gregario, como es el caso de la avutarda, en las que la localización espacial de un individuo no es independiente de la situación del resto de ejemplares, a causa de un efecto de atracción coespecífica (Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001). Sin embargo, pocos estudios han tenido en cuenta este factor de “dependencia espacial” referido a patrones de atracción coespecífica (aunque ver Osborne *et al.* 2001, Olivier & Wotherspoon 2005).

La técnica más antigua y típica para la detección y medición de la autocorrelación espacial es el coeficiente I de Moran (1950). Su diseño es similar al coeficiente de correlación de Pearson y sus valores oscilan entre +1 y -1, donde el primer valor significa una autocorrelación positiva perfecta (perfecta concentración), y el segundo una autocorrelación negativa perfecta (perfecta dispersión); el cero significa un patrón espacial totalmente aleatorio (Villalta & Perdomo 2005).

Para determinar el grado de autocorrelación espacial existente en la variable dependiente utilizada (densidad de avutardas por km²), se construyeron correlogramas con el coeficiente I de Moran (Legendre & Legendre 1998) utilizando el programa ROOKCASE (Sawada 1999). Para ello se emplearon diez clases de distancia utilizando intervalos de 1 km. La significación total del correlograma se midió evaluando si, al menos, uno de los



coeficientes de Moran I calculados era significativo al nivel de probabilidad corregida de Bonferroni (en nuestro caso $0,05/10=0,005$; nivel nominal=0,05; número de clases de distancia=10; Legendre & Fortin 1989). La significación estadística fue calculada con 9.999 permutaciones del test de Monte Carlo realizadas para cada clase de distancia por separado (Heikkinen *et al.* 2004).

En caso de existir autocorrelación se debe incluir su efecto en el modelo porque esta puede cambiar drásticamente la significación de ciertos factores explicativos (Legendre *et al.* 2002, Keitt *et al.* 2002). Existen diversas formas de incorporar la autocorrelación espacial en un modelo (Legendre 1993, Augustin *et al.* 1996, Miller & Franklin 2002). Una de estas aproximaciones consiste en crear una variable que represente la dependencia espacial, normalmente como la suma de los valores de presencia vecinos (Miller & Franklin 2002). Siguiendo esta aproximación, en nuestro modelo se incluirá la autocorrelación como una nueva variable que mida el número de bandos presente en un radio determinado entorno a cada localización.

Variables explicativas

Para grandes áreas (escala de regional o de paisaje), los métodos convencionales de toma de datos se hacen limitantes, y son necesarias técnicas alternativas (Griffiths *et al.* 1993). Los SIG (Sistemas de Información Geográfica) son herramientas que permiten medir de forma sencilla variables ambientales en cualquier punto donde la distribución de una especie ha sido prospectada, permitiendo desarrollar modelos de hábitat de una forma mucho menos costosa que la que implicaría recoger datos detallados en el campo (Vernier *et al.* 2001, Corsi *et al.* 2000, Bustamante & Seoane 2004, entre otros). Por eso se utilizaron variables extraídas de mapas digitales, originales y derivados durante el presente trabajo, que contenían las características de hábitat en el área de estudio con la resolución de 1 km² establecida. Las variables de hábitat utilizadas se han seleccionado de acuerdo con la literatura previa (Azenha da Rocha 1999, Franco *et al.* 2000, Glenz *et al.* 2001, Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001, Schadt *et al.* 2002, Suárez-Seoane *et al.* 2002, Brotons *et al.* 2004, Suárez-Seoane *et al.* 2004, Moreira 2004, entre otros), y en función de que pudieran guardar alguna relación con la densidad de nuestra especie, conforme a nuestro conocimiento sobre la avutarda. Además, se tuvo en cuenta que, a grandes escalas, cuando lo que se busca es la precisión del modelo (y no la generalidad), deben utilizarse variables predictoras que midan gradientes indirectos (como la topografía, la latitud, la longitud, la geología...) y directos (como precipitación, temperatura, suelos, radiación...) (Guisan & Zimmerman 2000).

Se eligieron las siguientes variables predictoras (24 en total) todas las cuales se prepararon como mapas digitales en formato ráster (Goodchild *et al.*,

1993) utilizando la extensión “Spatial Analyst” en ArcGIS 8.3 de ESRI e Idrisi Kilimanjaro (ClarkLabs), a una resolución final de 1 km²:

Variables topográficas

- Distancia a ríos de más de 10 kilómetros de longitud: procedente de la información cartográfica proporcionada por la Cuenca Hidrográfica del Tajo.
- Altimetría: derivada a partir de Modelos Digitales de Elevación (MDE) facilitados por las diferentes Consejerías de Medio Ambiente de las provincias de estudio, y que presentaban una resolución horizontal de 50 m. La variable de altimetría final utilizada se calculó como media aritmética del conjunto de 20x20 píxeles de 50 m contenidos en cada unidad de 1 km².
- Variables derivadas de la altitud:

→ Pendiente: representada como la tangente del ángulo multiplicada por 100 (en tanto por ciento) y calculada a partir del MDE con la siguiente ecuación:

$$\tan\text{-pend} = \sqrt{\left(\frac{\text{dcha} - \text{izda}}{\text{resol} * 2}\right)^2 + \left(\frac{\text{arriba} - \text{abajo}}{\text{resol} * 2}\right)^2}$$

donde “tan_pend” es la tangente del ángulo que tiene la máxima pendiente; “izda”, “dcha”, “arriba” y “abajo” son los atributos de los píxeles vecinos; y “resol” es la resolución del píxel. Así, un ángulo de 45° es un 100% de pendiente, mientras que un ángulo de 90° se aproxima a un porcentaje infinito.

- Rugosidad: que es una medida de la irregularidad del terreno, y que se calculó como una desviación estándar de la pendiente (para un conjunto de 21x21 píxeles de 50 m).
- Orientación: es la dirección de la máxima pendiente. Está medida en grados decimales, desde 0 a 360° en el sentido de las agujas del reloj. Cuando la pendiente es 0 (zonas completamente llanas), a la orientación se le asigna un valor de -1. Su valor final se calculó a partir de un conjunto de 3x3 píxeles de 350 m.
- Curvaturas máxima y mínima: curvatura en la dirección de la orientación o en una dirección ortogonal, respectivamente. Se calcularon basándose en el algoritmo descrito por Pellegrini (1995) y en un conjunto de 3x3 píxeles de 350 m.



Variables climáticas

Aunque trabajos previos han mostrado buenos resultados a la hora de incorporar variables climáticas derivadas de datos del satélite METEOSAT (Suárez-Seoane *et al.* 2004), se decidió emplear la aproximación tradicional de calcular estas variables mediante métodos de interpolación a partir de datos procedentes de estaciones meteorológicas. Se tomó esta decisión por dos razones: por un lado, la resolución espacial de los datos del METEOSAT (5 km²) es inferior a la requerida por nuestro tamaño de grano (1 km²) y, por otro lado, la aproximación tradicional nos permite utilizar medias de largos períodos, que están menos afectadas por errores de medida y son menos susceptibles de valores extremos (Bustamante 2003). Las variables climáticas utilizadas proceden del trabajo de Bustamante (2003) y están basadas en datos de estaciones meteorológicas para un período de 30 años (1965-1995) con una resolución final de 1 km:

- Temperatura: se consideraron temperaturas medias mensuales, así como la temperatura media anual (con valores en décimas de grado; Bustamante 2003). Se eligieron las temperaturas que podían resultar limitantes para la producción primaria y, por tanto, indirectamente también para la avutarda:
 - Temperatura del mes más frío: enero
 - Temperatura del mes más cálido: julio
 - Temperatura media anual.
- Precipitación: media anual recogida por km²
- Insolación: media anual por km²

Variables de uso humano del espacio

- Variables de uso del suelo: Extraídas del CORINE (Agencia Europea de Medioambiente, EEA) para los años 1990 y 2000.
 - Proporción de píxeles de 200 m dedicados al cultivo de herbáceos de secano dentro de cada unidad de 1 km² (Glenz *et al.* 2001).
 - Proporción de píxeles de 200 m con presencia de olivar o viñedo dentro de cada unidad de 1 km²
 - Distancia a cultivos herbáceos de regadío (distancia medida en metros).

Estas variables se calcularon en dos ocasiones, basándonos en el CORINE de 1990 y en el de 2000, de manera que se aplicaron unos

valores de uso de suelo para los modelos anteriores al año 2000, y otros valores diferentes para los modelos basados en datos de años posteriores.

- Variables sobre presión humana
 - Distancia a carreteras: calculadas a partir de mapas digitales 1:50.000 en formato vectorial, procedentes de las Consejerías de Medio Ambiente de las provincias implicadas en el estudio, y que fueron rasterizados a píxeles de 100 m. Se distinguieron tres tipos de carreteras: 1) autopistas y autovías; 2) carreteras nacionales y comarcales; 3) pistas, cañadas reales. Como en fechas recientes (desde el año 2000) se han construido nuevas autovías y autopistas en el área de estudio (radiales 2, 3, 4, 5; M-45, M-50), a partir de la información extraída de GoogleEarth (www.earth.google.es) se digitalizaron estas nuevas infraestructuras, y se recalculó la variable “distancia a autopistas y autovías”. Estos nuevos valores, se aplicaron a todos los modelos basados en datos a partir del año 2001. La unidad de medida de esta variable fue el metro.
 - Distancia a núcleos urbanos: el origen de esta información es el mismo que el de las carreteras (Consejerías de Medio Ambiente de las provincias dentro del área de estudio), así como la Confederación Hidrográfica del Tajo. También se partió de mapas digitales 1:50.000 en formato vectorial, que posteriormente fueron rasterizados a 100 m, midiéndose finalmente la variable en metros.
 - Densidad humana por término municipal: extraído del padrón anual municipal desde 1996 hasta 2005, procedente del Instituto Nacional de Estadística (INE), como una densidad de habitantes por km² de superficie en cada término municipal y año.
- Variables derivadas de imágenes de satélite. La cantidad media de lluvia, por sí sola, no explica la productividad de un cultivo de secano. Por el contrario, la forma en la que dicha lluvia se distribuye en el tiempo es determinante en el crecimiento de las cosechas. Una forma precisa y económica de medir esta distribución temporal de las lluvias es utilizar los datos de Teledetección ofrecidos por los satélites meteorológicos, que proporcionan una adecuada resolución temporal (además de espacial) para los objetivos de nuestro trabajo.

El sensor AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer), presente en la serie de satélites americanos NOAA, ha resultado idóneo



en otros estudios de modelación del hábitat de la avutarda (Osborne *et al.* 2001, Suárez-Seoane *et al.* 2004) debido a su resolución espacial de 1 km² en el NADIR y su alta frecuencia en resolución temporal, con varias pasadas diarias sobre la Península. El sensor AVHRR empleado consta de cinco canales de medida en el espectro electromagnético, situados sobre el visible en la banda del rojo (0.58 - 0.68 μm), el infrarrojo cercano (0.72 - 1.10 μm), el infrarrojo medio (3.55 - 3.93 μm) y, los dos últimos, sobre el infrarrojo térmico (10.30 - 11.30 y 11.50 -12.50 μm respectivamente).

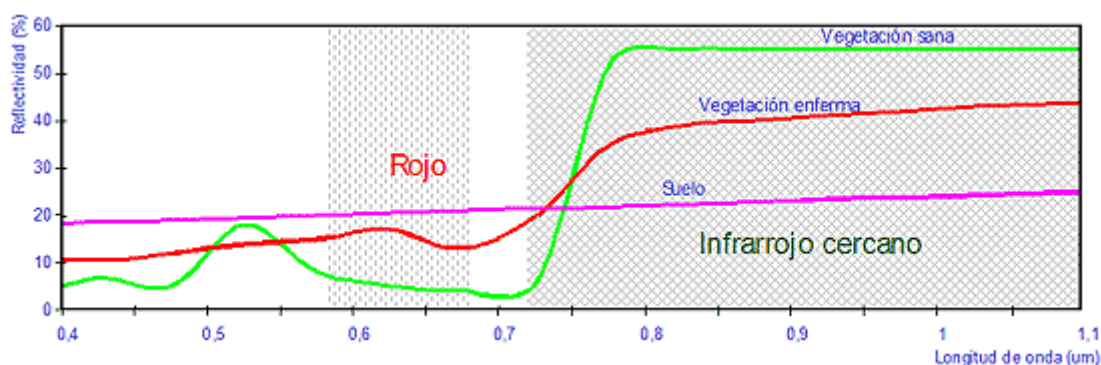


Figura 6.2. Reflectividad de la vegetación en las distintas longitudes de onda. Figura extraída de la página del Ministerio Agricultura, Pesca y Alimentación: www.mapa.es)

De todos ellos, los dos primeros canales son los que han resultado ser más útiles para el estudio de la vegetación, ya que en la región del rojo los pigmentos de las hojas absorben la mayor parte de la luz que reciben para la realización de la actividad fotosintética. Debido a la fuerte absorción, la vegetación sana o con fuerte vigor presenta los mínimos de reflectividad, generalmente en la banda del rojo, mientras que para el infrarrojo cercano la vegetación sana o vigorosa presenta sus máximos de reflectividad. En este principio se basan la mayoría de los llamados "índices de vegetación" (Goodchild *et al.* 1993, Mather 1999) que combinan la banda roja del visible con la del infrarrojo cercano. De este modo, cuanto mayor sea la diferencia entre los valores de estos dos canales espectrales, mayor vigor presentará la cubierta vegetal observada. El índice de vegetación utilizado en el presente estudio es el denominado NDVI ("Normalized Difference Vegetation Index") o "Índice de Vegetación Diferencial Normalizado", que se calcula como:

$$NDVI = \frac{(ALB2 - ALB1)}{(ALB2 + ALB1)}$$

ALB1 albedo de la banda del rojo
ALB2 albedo del infrarrojo cercano

La conversión de los valores digitales relativos de las bandas roja e infrarroja a valores de albedo, previa corrección atmosférica de las bandas, es necesaria para la comparación multitemporal de las diferentes imágenes utilizadas, de lo contrario, el NDVI representaría sólo una valoración relativa. Este índice es sensible al vigor de la vegetación, y por tanto a la actividad fotosintética. Al NDVI se le considera un indicador ligado a la tasa de recubrimiento vegetal del suelo, a la cantidad de biomasa y al estado general de la vegetación (Pinker 1990, Dorman & Sellers 1989).

Se emplearon valores de NDVI, comprendidos entre los años 1997 y 2005, para los meses de enero a junio, ambos inclusive, facilitados por el Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (MAPA), y una serie mensual completa de índices para el año 2000, obtenida a través de la web de la Universidad de Oviedo. Aunque el valor de NDVI originariamente varía entre -1 y +1, los valores del índice elaborados por el MAPA han sido reescalados a un nuevo intervalo de números enteros (0-255), para facilitar la aplicación de los datos, mediante la siguiente ecuación, en la que “x” es el valor de NDVI en su escala original:

$$\text{NDVI} = (x + 0.063545) / 0,00338645$$

Se realizó una exploración previa de los índices de los distintos meses del año, tomando como año representativo del periodo 1997-2006 los datos del año 2000. Un análisis univariante utilizando el test no paramétrico de Kruskal-Wallis mostró que no existían diferencias significativas entre zonas, con y sin avutardas, en los índices de los meses de junio, noviembre y diciembre ($p > 0,05$). Las diferencias sí que resultaron significativas en el caso del resto de meses. Para estos índices diferentes entre localizaciones con presencia de avutardas y zonas vacías se comprobó, mediante una correlación de Spearman, que entre los índices de los meses de enero y febrero, y de febrero y marzo, existía una alta correlación ($r_s = 0,70$; $p < 0,05$), así como para los meses de julio, agosto, septiembre y octubre ($r_s > 0,75$; $p < 0,05$). Basándonos en esta exploración previa, y teniendo en cuenta que el objetivo de nuestro modelo era predecir las densidades de avutardas registradas durante la época reproductora, se eligieron las siguientes variables predictivas derivadas de índices de vegetación:

- NDVI del mes de marzo: mes en el que se tomaron los datos de densidad de avutardas
- Coeficiente de variación anual en el NDVI de marzo, abril y mayo: estos meses representan la época reproductora para la avutarda en el área de estudio (incluido el periodo de



nidificación, que comienza a finales de abril, primeros de mayo)

- Coeficiente de variación interanual en el NDVI del mes de marzo
- NDVI de contraste entre los meses de abril y julio para el año 2000 (tomando 2000 como año representativo del período): permite identificar áreas que son cosechadas, ya que el NDVI de abril en dichas zonas es superior a la media, por la presencia de cultivos, e inferior a la media tras la siega en el mes de julio, ver Figura 6.3 (Osborne *et al.* 2001).

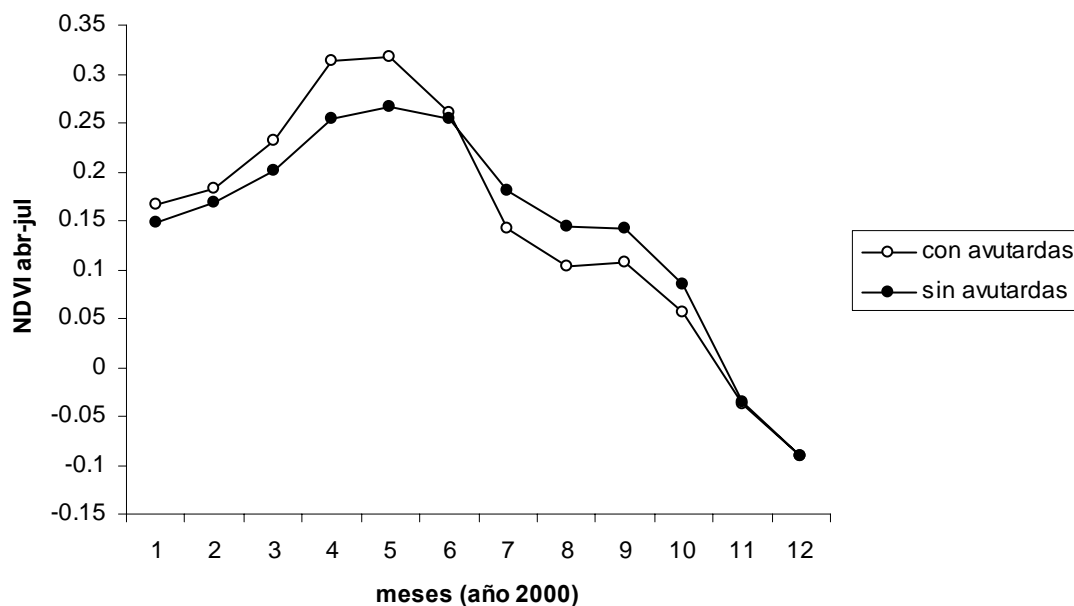


Figura 6.3. Valores mensuales medios del Índice de Vegetación Normalizado para el año 2000 en zonas con presencia y con ausencia de avutardas durante el periodo 1997-2006. Basado en (Osborne *et al.* 2001)

Se excluyeron de los análisis (mediante una máscara) aquellas zonas que presentaban una altitud superior a 1.000 m, un coeficiente de variación en dicha altitud superior al 15%, o que estaban calificadas como suelo urbano (Osborne *et al.* 2001, Schadt *et al.* 2002). No se excluyeron cursos de agua ni carreteras, debido a que la resolución de trabajo elegida hacía posible la presencia de avutardas y de uno de estos elementos lineales, simultáneamente, en la misma unidad de 1 km².

Análisis estadísticos

Análisis univariante

Previo a la elaboración de los modelos se exploraron todas las variables predictoras mediante un análisis univariante no paramétrico de Kruskal-Wallis (Shadt *et al.* 2002), ya que las variables no reunían los criterios de normalidad ni de homocedasticidad. Aquellas variables que no presentaron valores medios significativamente diferentes para este test entre las localizaciones, con y sin avutardas, no fueron consideradas en los análisis posteriores.

La colinealidad entre las variables explicativas de un modelo de regresión puede suponer el excluir variables ecológicamente más plausibles, si otra variable intercorrelacionada explica mejor la variación en la variable respuesta en términos estadísticos (MacNally 2000). Para evitar posibles problemas causados por la colinealidad, se calcularon correlaciones de Spearman entre todas las variables que habían resultado significativas en el test de Kruskal-Wallis previo, antes de iniciar la construcción del modelo. En el caso de existir dicha correlación (coeficientes de correlación superiores a 0,7) sólo se retuvo la variable que presentaba un mayor sentido biológico (Suárez-Seoane *et al.* 2002, Faria & Rabaça 2004).

Modelos Lineales Generalizados (GLM)

Las variables biológicas, generalmente, no se distribuyen siguiendo la curva Normal ni las relaciones entre ellas suelen ser lineales. Por eso, se está imponiendo cada vez con mayor frecuencia el uso de los Modelos Lineales Generalizados (GLM de acuerdo con sus siglas en inglés). El GLM es una generalización de la regresión lineal, que permite incluir la pérdida de las asunciones de normalidad en los residuos y varianza constante que requiere la regresión (McCullagh & Nelder 1989, Hastie & Tibshirani 1990, Breslow 1995, Dalthorp 2004). Así, los GLM son más flexibles y más apropiados para analizar las relaciones ecológicas que resultan pobremente representadas por las distribuciones gaussianas clásicas (Guisan *et al.* 2002).

Un Modelo Generalizado Aditivo (GAM) es una extensión semi-paramétrica del GLM. La ventaja de los GAM es su capacidad de detectar las relaciones no lineales y no monotónicas entre variables respuesta y predictoras. Sin embargo, el uso de los GLM es una aproximación más conservativa pero más ventajosa en términos de robustez predictiva, ya que los GAM no son de confianza al predecir más allá del rango de los datos del modelo (Frescino *et al.* 2001). Además, aunque los GAM, por ser de naturaleza no paramétrica, permiten una mayor flexibilidad, carecen de una descripción numérica simple



de las relaciones entre las variables (particularmente de las interacciones), especialmente cuando hay muchas variables implicadas. Esto hace que la construcción de mapas predictivos haciendo uso de un SIG, sea más sencilla con las salidas de los GLM (Olivier & Wotherspoon 2005).

Por estas razones se decidió aplicar un GLM, utilizando como variable dependiente la densidad por kilómetro cuadrado de avutardas (medida como el valor medio de individuos de los píxeles que presentaban presencia positiva de la especie). Se dispuso, en total, de 320 localizaciones con presencia de avutarda procedentes de los censos de primavera, llevados a cabo a lo largo de los 10 años de estudio (1997-2006), y que se compararon con 350 puntos procedentes de un muestreo estratificado al azar (para reducir la autocorrelación espacial) en el área de trabajo, en los que no se había registrado presencia de la especie en ninguno de los censos realizados (Osborne *et al.* 2001). La suma de los píxeles con presencia, y aquellos en los que se registró ausencia de la especie, constituyó el 32% de la superficie total en el área de estudio.

La variable dependiente así construida se relacionó con las variables predictoras antes descritas. Para ello, se utilizó el paquete estadístico STATISTICA, versión 6.0 (StatSoft, Inc). Se realizaron modelos anuales (que incorporaban los datos de presencia de un único año, y un número equivalente de localizaciones al azar) y modelos en los que progresivamente se acumulaban datos de dos, tres, cuatro años, y así sucesivamente, hasta completar la serie. En los modelos anuales el total de casos osciló entre 140 y 200, de manera que, en general, el número total de variables no superó el número de observaciones/10, como Harrel *et al.* (1996) recomiendan.

Al incluir una muestra de puntos aleatorios al azar con ausencia de avutardas, la variable dependiente presentó una distribución altamente sesgada hacia el cero, de manera que la distribución de Poisson no era adecuada para su modelación (McCullagh & Nelder 1989), debido al elevado valor de sobredispersión observado. Este fenómeno es frecuente en los datos de abundancia (Barry & Welsh 2002). En estos casos, cuando la variable dependiente es discreta (datos de conteo), se recomienda utilizar como función una binomial negativa en lugar de la Poisson (Vernier *et al.* 1997). Como el programa STATISTICA utilizado para los análisis no ofrece la posibilidad de utilizar esta función para la modelación de un GLM, y como nuestros datos se referían a una variable continua (densidad media de avutardas por km²), se decidió utilizar la distribución gamma, que es el análogo continuo de la binomial negativa. Esta distribución resultó ser, de entre las que ofrece el programa STATISTICA, la que mejores resultados ofreció para la modelación. Como función de relación se utilizó la función logarítmica. De este modo, la función entre la densidad de avutardas por kilómetro cuadrado, $w(.)$, y el vector de las n variables predictoras, $x = x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$, tiene la siguiente forma:

$$w(x) = \exp(\beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \dots + \beta_n x_n)$$

Como la distribución gamma no puede ajustar datos que contengan ceros, se sumó una constante (una unidad) a la variable dependiente.

Los criterios de información como *AIC* y *BIC* son las aproximaciones más potentes a la hora de seleccionar un modelo de entre un conjunto de posibles modelos alternativos (Burnham & Anderson 2002). Existen otros métodos para evaluar lo bien que los datos están explicados por un modelo, pero no penalizan adecuadamente en función del número de variables (Boyce *et al.* 2002). No obstante, las conclusiones obtenidas utilizando *AIC* dependen del conjunto de modelos candidatos especificados antes de que el análisis tenga lugar (nunca sabremos si existe un modelo mejor a menos que lo especifiquemos en el conjunto de modelos inicial). Por esta razón, y por el elevado número inicial de variables, se partió primero de un análisis tradicional, utilizando niveles de significación dados por el estadístico de Wald, para la elaboración de todos los modelos anuales.

Utilizando como variables explicativas todas aquellas que habían resultado significativas en el análisis univariante, se calibraron los modelos anuales, utilizando una selección “hacia atrás por pasos” (“backward stepwise”), basándonos en un nivel de p para la salida de las variables de 0,05. Posteriormente, de entre todas las variables explicativas, se seleccionaron aquellas que habían quedado incluidas en, al menos, cinco de los modelos elaborados, y que resultaron significativas, de acuerdo con el estadístico de Wald, a un nivel de $p=0,05$ en cuatro o más los modelos anuales. Estas variables así seleccionadas se incluyeron en un análisis de “selección del mejor subconjunto” (“best subset selection”), sumando progresivamente los datos anuales y utilizando los valores de *AIC* (Akaike, 1973) y de *peso AIC* (ver capítulo 5 de la presente Memoria) a la hora de seleccionar el modelo.

La Pseudo- R^2 de McFadden y la R^2 de Nagelkerke (1991) son dos de las estimas más utilizadas para medir la capacidad explicativa de un modelo, aunque la primera resulta más estricta. Ambos coeficientes se calcularon para evaluar la variabilidad explicada por cada uno de los modelos

Para la identificación de puntos anómalos e influyentes se emplearon los niveles de Leverage y las distancias de Cook (Vernier *et al.* 2001).



Validación de los modelos

La validación es un procedimiento por el que se prueba si un modelo es coherente con un conjunto de observaciones independientes de aquellas que se utilizaron para la construcción del modelo. De esta forma, la validación es una demostración de que el modelo posee un rango satisfactorio de precisión dentro del dominio de su aplicabilidad (Rykiel 1996).

Hay dos aproximaciones principales para evaluar el poder predictivo de un modelo. La primera es utilizar la validación cruzada: un único conjunto de datos se divide en dos subconjuntos, de los cuales, uno de ellos se toma para calibrar el modelo, utilizándose el subconjunto restante en la evaluación. La segunda aproximación es utilizar dos conjuntos de datos completamente independientes, uno para calibrar y otro para evaluar el modelo (Guisan & Zimmerman 2000). De este modo se evita la circularidad que supone evaluar un modelo basándose en los datos que se utilizaron, en primer lugar, para estimar los coeficientes del modelo. Estos datos independientes procederán de un área diferente o de períodos de tiempo distintos (Boyce *et al.* 2002).

Como un primer paso se utilizaron validaciones cruzadas para determinar la estabilidad del modelo y, después, como un segundo paso, se evaluó la calidad de las predicciones del modelo con un conjunto de datos independientes. Como medida de la validación se utilizó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (r_s) entre las densidades observadas en el conjunto de datos destinado a la validación y las predichas por el modelo, puesto que ambas variables no son normales (Guisan & Zimmerman 2000, Pearce & Ferrier 2001).

Exploración de la variabilidad temporal

Para determinar la variabilidad temporal existente en la presencia de avutardas en el periodo reproductor se desarrollaron modelos individuales para cada una de las primaveras de estudio (desde 1997 a 2006) y se registró la dirección, fortaleza y significación de los coeficientes estimados. Por otra parte, para evaluar la capacidad predictiva de los modelos se validaron dichos datos anuales mediante validaciones cruzadas, y a través de los datos de densidad registrados en la primavera posterior a aquella para la que se había elaborado el modelo. En el caso de las validaciones cruzadas, con el 80% de los datos de cada año se calibró el modelo, y se empleó el 20% restante (elegido de forma aleatoria), para su validación (Fielding & Bell 1997).

Finalmente, para comprobar si la capacidad predictiva aumentaba con el número de años empleados en el ajuste, se realizaron modelos utilizando un año de datos, dos años, tres años, y así sucesivamente. En estos modelos, el valor de aquellas variables que no eran constantes de un año a otro (usos del suelo, distancia a autopistas y autovías e índice de vegetación), se calculó como una media de los valores de los distintos años. Se realizaron validaciones cruzadas (de nuevo reservando el 20% de los datos para la validación) y también se validaron los modelos a través de datos independientes, procedentes del año inmediatamente posterior al conjunto utilizado para desarrollar el modelo en cuestión. En este caso, las variables predictoras utilizadas fueron aquellas que resultaron significativas (con un nivel de $p < 0,05$ de acuerdo con el estadístico de Wald) en al menos cinco de los modelos anuales previamente realizados, y se empleó una selección para el mejor subconjunto ("bestsubsets") utilizando *AIC* para elegir el modelo que ofrecía un mejor apoyo por parte de los datos.

Modelo final

Basándonos en los resultados de los modelos propuestos se eligió el modelo que presentaba la mayor capacidad predictiva. Dicho modelo se validó mediante una validación cruzada de diez subconjuntos (Verbyla, & Litvaitis 1989), que consiste en dividir el conjunto de datos disponibles en 10 subgrupos y realizar 10 validaciones, empleando en cada una un solo grupo para validar los datos y el resto para la calibración (Fielding & Bell 1997). El resultado final se obtiene calculando la media de todas las validaciones realizadas. Esta técnica se usa para intentar eliminar posibles errores en la selección de los datos de entrenamiento. De nuevo, para correlacionar observados y predichos por el modelo, se empleó la correlación de rangos de Spearman. Haciendo uso de estas diez validaciones cruzadas se calculó el *Índice de Reducción en la validación cruzada* para cada una de ellas, y luego se estimó el valor medio de dicho índice. Este índice se basa en estimar la ecuación de regresión en una de las submuestras (la de entrenamiento) y calcular el coeficiente de correlación (r_a) entre los valores observados y los estimados por la ecuación. Después se aplica la ecuación al otro grupo (el de validación) para calcular el valor estimado de la variable dependiente para cada unidad de observación, y de nuevo se calcula el coeficiente de correlación (r_b) entre ese valor estimado y el valor realmente observado. La diferencia entre el cuadrado de ambos coeficientes: $r_a^2 - r_b^2$ es el *Índice de Reducción en la validación cruzada*.

Además, el modelo también se validó utilizando datos de un área externa a la de estudio procedentes del censo de primavera del año 2006 de la "Mesa de Ocaña", en la provincia de Toledo. En este modelo se incorporó la dependencia espacial y términos polinomiales y de interacción para aquellas variables que, de acuerdo con nuestro conocimiento de la especie, podían



presentar un comportamiento no lineal con respecto a la variable dependiente (Franco *et al.* 2000).

La salida de este modelo fue trasladada a un mapa ráster, que representaba la densidad de la especie (variable dependiente), utilizando las ecuaciones de regresión resultantes y la cartografía digital de las variables predictoras en el área de estudio.

RESULTADOS

Autocorrelación espacial

La variable dependiente (densidad de avutardas por km²) presenta una clara estructura espacial (Figura 6.4) indicando el correlograma I de Moran una autocorrelación positiva que es estadísticamente significativa para las categorías de distancia más pequeñas (al nivel de probabilidad corregida por Bonferroni de 0,005). Esta correlación espacial muestra un patrón de agregación, siendo máxima a 1 km de distancia y, a partir de los 7 km, prácticamente despreciable. La naturaleza gregaria de las avutardas sugiere la atracción coespecífica como la causa de la autocorrelación espacial detectada en la variable respuesta (Keitt *et al.* 2002, Olivier & Wotherspoon 2005).

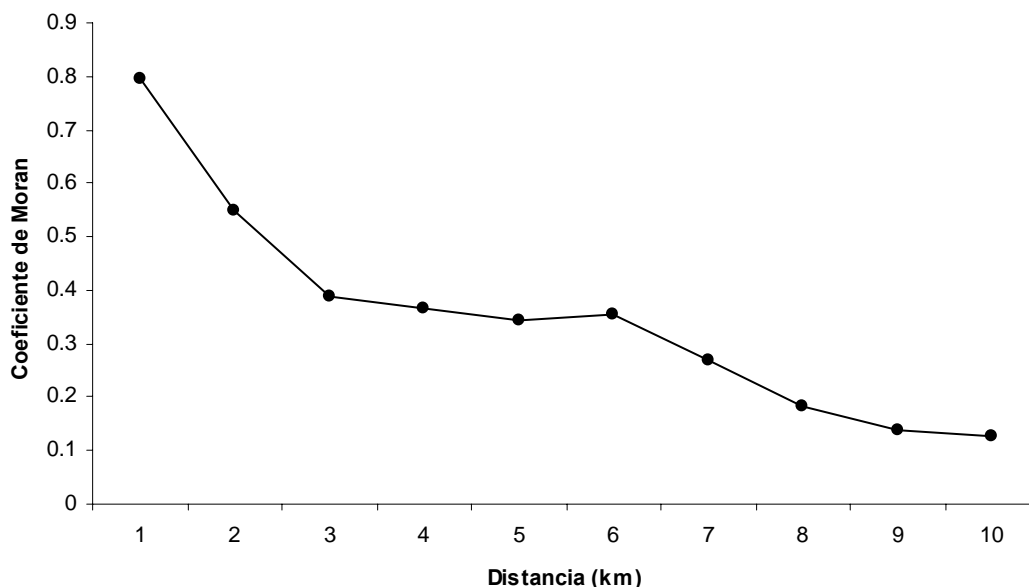


Figura 6.4. Correlograma espacial de la densidad de avutardas en el área de estudio durante el periodo 1997-2006. En abscisas figuran las clases de distancia (en km) y en ordenadas el coeficiente I de Moran. Los coeficientes de todos los intervalos son significativos al nivel de probabilidad corregida por Bonferroni (0,05/10; $P=0,005$).

Análisis univariantes

Se partió de las 24 variables descritas en el apartado de “Metodología”. El análisis univariante de Kruskal-Wallis mostró que, 17 variables del total inicial, resultaron significativamente diferentes entre los lugares ocupados por las avutardas y aquellos en los que no se detectó presencia de la especie durante los censos de primavera (Tabla 6.1). La rugosidad, la pendiente y la curvatura, así como la superficie de olivares y viñedos, la precipitación y la distancia a autovías, presentaron valores inferiores en aquellas localizaciones para las que existía dato de presencia de avutardas. Estas zonas también se encontraron más alejadas de carreteras con categoría inferior a autovías y autopistas (nacionales y comarcales, pistas y cañadas reales), de núcleos urbanos y de líneas férreas, y también presentaron unas densidades de población humana inferiores. Por el contrario, la proporción de superficie con cultivos herbáceos de secano, el índice de vegetación medido en el mes de marzo, la variación interanual en dicho índice, y su variación dentro del mismo año entre los meses de marzo, abril y mayo, presentaron valores más elevados en las localizaciones con avutardas en relación a aquellas en las que la especie estaba ausente.

Las correlaciones de Spearman entre pares de estas 17 variables significativamente diferentes no arrojaron ninguna relación que alcanzara un valor significativo en el coeficiente de correlación (r_s) superior a 0,7, por lo que todas se incluyeron en la elaboración de los modelos anuales.

Tabla 6.1. Comparación de las variables entre las 350 localizaciones aleatorias y las 320 localizaciones con presencia de avutarda de los años 1997 y 2006. Los valores son medias \pm errores estándar. Las diferencias son significativas a un nivel de $P < 0,01$ (***) o de $P < 0,05$ (**) para el test de Kruskal-Wallis. En negrita aparecen aquellas variables que se incluyeron en los modelos de regresión

Nombre en el análisis	Descripción		Localizaciones sin avutardas	Localizaciones con avutardas
Variables topográficas				
mde	Elevación del terreno		703,68 \pm 5,42	684,51 \pm 5,68
rugosidad	Rugosidad del terreno	***	6,67 \pm 0,15	4,83 \pm 0,16
pendiente	Pendiente del terreno	***	6,59 \pm 0,23	3,67 \pm 0,24
orientacion	Orientación de la pendiente del terreno		189,76 \pm 5,05	193,75 \pm 5,28
min_curv	Curvatura mínima del terreno	**	-0,0003 \pm 0,00002	-0,00002 \pm 0,00002
max_curv	Curvatura máxima del terreno	***	0,0003 \pm 0,00002	0,00002 \pm 0,00002
distrios	Distancia a ríos de más de 10km de longitud		1833,71 \pm 74,31	1726,80 \pm 77,71



Nombre en el análisis	Descripción		Localizaciones sin avutardas	Localizaciones con avutardas
Variables climáticas				
Tene	Temperatura media de enero		48,77 ± 0,33	49,72 ± 0,34
Tjul	Temperatura media de julio		237,71 ± 0,32	238,58 ± 0,34
Tma	Temperatura media anual		133,69 ± 0,34	134,73 ± 0,35
precip	Precipitación media anual	***	4712,16 ± 23,13	4392,61 ± 24,19
insolac	Insolación media anual		2013,67 ± 1,22	2014,84 ± 1,28
Variables de uso humano del espacio				
herbsec	Proporción de píxeles de 200m dedicados al cultivo de herbáceos de secano en una superficie de 1 km ²	***	7,77 ± 0,38	16,65 ± 0,40
ol-vi	Proporción de píxeles de 200m dedicados al cultivo de olviars y viñedos de secano en una superficie de 1 km ²	***	0,79 ± 0,11	0,12 ± 0,12
distregad	Distancia a cultivos herbáceos de regadío		3883,50 ± 152,63	3526,29 ± 160,08
distautop	Distancia a autopistas y autovías	**	8020,58 ± 294,46	5806,69 ± 308,83
distcomarc	Distancia a carreteras comarcales y nacionales	***	929,90 ± 44,05	1117,55 ± 46,07
distctrasotros	Distancia a pistas y cañadas	***	3110,90 ± 110,86	3591,23 ± 115,94
distffcc	Distancia a líneas férreas	***	7803,74 ± 355,84	10179,13 ± 372,15
dist_urb	Distancia a núcleos urbanos	***	1861,95 ± 68,31	2269,74 ± 71,44
MEDmuni	Densidad humana por término municipal	***	0,55 ± 0,06	0,34 ± 0,06
Variables derivadas de satélite				
NDVImar	Índice de vegetación del mes de marzo (media de los años 1997-2005)	***	114,95 ± 1,00	129,14 ± 0,86
NDVImarCV	Coeficiente de variación en el índice de vegetación del mes de marzo (años 1997-2005)	***	11,11 ± 0,21	14,89 ± 0,22
NDVImarabr-mayCV	Coeficiente de variación en el índice de vegetación de los meses de marzo, abril y mayo de un año determinado (media 1997-2005)	***	9,98 ± 0,17	10,79 ± 0,18
NDVIabr-jul	Diferencia en el índice de vegetación de los meses de abril y julio del año 2000	***	0,0742 ± 0,0043	0,1721 ± 0,0045

Los puntos anómalos e influyentes detectados utilizando las distancias de Cook y los niveles de Leverage, aparecen en la Figura 6.5. Los puntos más influyentes, correspondientes a localizaciones que presentaron datos atípicos (con distancia de Cook superior a 1,3 y con Leverage superior a 0,11), pertenecieron en su mayoría a la muestra aleatoria, y fueron eliminados de los análisis, puesto que el objetivo perseguido con el modelo era obtener un alto poder predictivo (Olivier & Wotherspoon 2005).

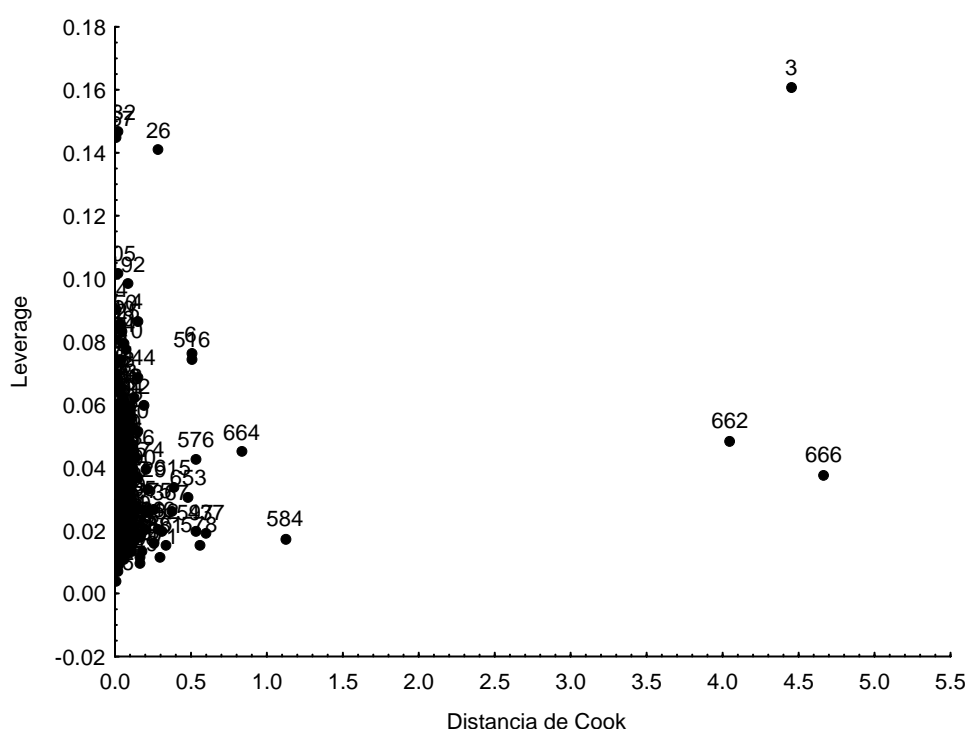


Figura 6.5. Puntos anómalos e influyentes (niveles de Leverage, en ordenadas, distancias de Cook en abscisas) en la variable dependiente (densidad de avutardas por km²) durante el período 1997-2006.



Modelos anuales

Los resultados de la regresión “hacia atrás por pasos” para cada año, demuestran que existió una cierta variabilidad en la magnitud y significación de los coeficientes estimados entre años, de manera que los modelos anuales individuales no resultaron ser buenos indicadores del modelo que incluía la totalidad de los datos (todos los años). No obstante, el signo de los coeficientes en el caso de las variables más significativas (en cuanto a nivel de p y en cuanto a número de modelos en los que resultaron significativas) fue bastante consistente entre años (Tabla 6.2). Se eligieron aquellas variables que presentaron una significación inferior a un nivel de 0,05 en al menos 5 de los modelos anuales, y que presentaron una consistencia en la dirección del efecto en los diferentes años. Se seleccionó también el coeficiente de variación anual en el índice de vegetación de los meses de marzo, abril y mayo, a pesar de presentar diferente signo en distintos años, porque resultó ser altamente significativo en el modelo que contenía todos los años, en el que aparece como una media de la serie anual, de manera que el efecto de variabilidad interanual, antes mencionado quedaría mitigado en los subsiguientes modelos en los que se acumularon los datos de varios años. Estas variables seleccionadas fueron las que se incluyeron en un análisis mediante el mejor subconjunto, calibrado con datos de varias temporadas reproductoras diferentes.

Tabla 6.2: Coeficientes y errores estándar estimados para los modelos anuales (1997-2006) derivados de la regresión hacia atrás por pasos. Significación al 10%: *; significación al 5%: **; significación al 1%:***, respectivamente, de acuerdo con el estadístico de Wald. En la Tabla 6.1 puede verse una descripción de cada una de las variables

<i>Modelo (año)</i>	<i>Variables</i>	<i>Coeficientes</i>	<i>Error estándar</i>	<i>Test- Wald</i>
1997	distautop	-0,000023	± 0,000023	
1998		-0,000059	± 0,000023	***
1999		-0,000044	± 0,000026	*
2000		-0,000060	± 0,000018	***
2001		-0,000031	± 0,000025	
2002		-0,000060	± 0,000022	***
2003		-0,000053	± 0,000020	***
2004		-0,000035	± 0,000022	
2005		-0,000004	± 0,000018	
2006		-0,000041	± 0,000018	**
Todos los años		-0,000018	± 0,000009	*

<i>Modelo (año)</i>	<i>Variables</i>	<i>Coefficientes</i>	<i>Error estándar</i>	<i>Test- Wald</i>
<i>(Continuación tabla 6.2)</i>				
1997	distcomarc	0,000258	± 0,000114	**
1998		0,000100	± 0,000117	
1999		0,000198	± 0,000118	*
2000		0,000231	± 0,000083	***
2001		0,000096	± 0,000100	
2002		0,000079	± 0,000123	
2003		0,000009	± 0,000105	
2004		-0,000015	± 0,000097	
2005		-0,000022	± 0,000092	
2006		0,000161	± 0,000098	*
<i>Todos los años</i>		0,000025	± 0,000048	
1997	distctrasotros	-0,000070	± 0,000041	*
1998		-0,000025	± 0,000048	
1999		-0,000054	± 0,000047	
2000		0,000020	± 0,000035	
2001		-0,000067	± 0,000040	*
2002		-0,000091	± 0,000046	**
2003		0,000045	± 0,000040	
2004		-0,000018	± 0,000038	
2005		-0,000026	± 0,000036	
2006		-0,000032	± 0,000035	
<i>Todos los años</i>		-0,000007	± 0,000018	
1997	distffcc	0,000033	± 0,000017	**
1998		0,000027	± 0,000019	
1999		0,000029	± 0,000017	*
2000		0,000029	± 0,000012	**
2001		0,000022	± 0,000019	
2002		0,000035	± 0,000017	**
2003		0,000013	± 0,000015	
2004		0,000035	± 0,000015	**
2005		0,000011	± 0,000013	
2006		0,000023	± 0,000013	*
<i>Todos los años</i>		0,000027	± 0,000007	***
1997	disturb	0,000190	± 0,000082	**
1998		0,000215	± 0,000084	**
1999		-0,000028	± 0,000080	
2000		0,000090	± 0,000061	
2001		0,000070	± 0,000070	
2002		-0,000018	± 0,000088	
2003		0,000214	± 0,000083	**
2004		0,000003	± 0,000069	
2005		0,000110	± 0,000074	
2006		0,000088	± 0,000059	
<i>Todos los años</i>		0,000139	± 0,000032	



Modelo (año)	Variables	Coeficientes		Error estándar	Test- Wald
(Continuación tabla 6.2)					
1997	herbsec	0,036	±	0,011	***
1998		0,014	±	0,014	
1999		0,024	±	0,013	*
2000		0,023	±	0,009	**
2001		0,068	±	0,011	***
2002		0,047	±	0,012	***
2003		0,040	±	0,011	***
2004		0,055	±	0,011	***
2005		0,060	±	0,011	***
2006		0,069	±	0,011	***
Todos los años		0,034	±	0,005	***
1997	max_curv	350,31	±	267,63	
1998		-544,62	±	367,18	
1999		-777,73	±	332,18	**
2000		155,35	±	217,81	
2001		-226,59	±	253,50	
2002		-200,76	±	250,99	
2003		365,92	±	221,12	*
2004		-309,06	±	268,28	
2005		297,23	±	238,98	
2006		153,40	±	227,23	
Todos los años		-15,92	±	114,18	
1997	min_curv	367,04	±	256,43	
1998		78,25	±	366,97	
1999		-185,41		409,02	
2000		551,44	±	229,80	**
2001		409,45	±	254,52	
2002		265,13	±	284,54	
2003		480,54	±	259,18	*
2004		-253,37	±	304,38	
2005		227,96	±	225,67	
2006		329,62	±	252,18	
Todos los años		219,19	±	112,42	*
1997	munic	-0,13	±	0,10	
1998		-0,21	±	0,13	
1999		-0,21	±	0,10	**
2000		-0,24	±	0,07	***
2001		-0,06	±	0,10	
2002		-0,34	±	0,09	***
2003		-0,22	±	0,09	**
2004		-0,17	±	0,08	**
2005		-0,09	±	0,06	
2006		-0,15	±	0,08	*
Todos los años		-0,10	±	0,04	***

<i>Modelo (año)</i>	<i>Variables</i>	<i>Coefficientes</i>		<i>Error estándar</i>	<i>Test- Wald</i>
	Continuación tabla 6.2				
1997	NDVIabr-jul00	4,19	±	1,32	***
1998		6,11	±	1,29	***
1999		6,58	±	1,29	***
2000		1,06	±	0,88	
2001		1,34	±	1,19	
2002		4,49	±	1,15	***
2003		4,05	±	1,03	***
2004		1,71	±	1,12	
2005		2,82	±	0,93	***
2006		0,68	±	0,99	
Todos los años		0,01	±	0,00	***
1997	NDVImarabrmayCV	0,08	±	0,03	***
1998		-0,06	±	0,03	**
1999		0,05	±	0,03	**
2000		0,02	±	0,02	
2001		-0,01	±	0,02	
2002		-0,05	±	0,02	***
2003		0,02	±	0,01	*
2004		-0,01	±	0,02	
2005		0,04	±	0,01	***
2006		0,02	±	0,02	
Todos los años		3,27	±	0,50	***
1997	NDVImar	0,004	±	0,006	
1998		0,004	±	0,008	
1999		0,010	±	0,006	*
2000		0,026	±	0,003	***
2001		0,013	±	0,004	***
2002		-0,005	±	0,005	
2003		0,007	±	0,004	*
2004		0,018	±	0,005	***
2005		0,012	±	0,004	***
2006		0,014	±	0,004	***
Todos los años		0,028	±	0,010	***
1997	NDVImarCV	0,003	±	0,025	
1998		0,07	±	0,03	***
1999		0,02	±	0,02	
2000		-0,05	±	0,02	**
2001		0,02	±	0,02	
2002		0,03	±	0,02	
2003		0,00	±	0,02	
2004		0,06	±	0,02	***
2005		0,05	±	0,02	***
2006		0,07	±	0,02	***
Todos los años		0,05	±	0,01	



Modelo (año)	Variables	Coeficientes		Error estándar	Test- Wald
(Continuación Tabla 6.2)					
1997	ol_vi	-0,04	±	0,04	
1998		-0,02	±	0,04	
1999		-0,09	±	0,07	
2000		-0,07	±	0,03	**
2001		0,00	±	0,06	
2002		-0,04	±	0,05	
2003		-0,16	±	0,06	***
2004		0,04	±	0,04	
2005		-0,04	±	0,03	
2006		-0,05	±	0,04	
Todos los años		-0,04	±	0,02	*
1997	pendiente	-0,01	±	0,03	
1998		-0,04	±	0,03	*
1999		0,01	±	0,03	
2000		-0,06	±	0,02	***
2001		-0,05	±	0,02	*
2002		-0,01	±	0,03	
2003		-0,02	±	0,02	
2004		-0,03	±	0,02	
2005		-0,02	±	0,02	
2006		-0,02	±	0,02	
Todos los años		-0,03	±	0,01	***
1997	precip	-0,00064	±	0,00038	*
1998		-0,00018	±	0,00038	
1999		-0,00068	±	0,00030	**
2000		-0,00008	±	0,00021	
2001		-0,00113	±	0,00031	***
2002		-0,00049	±	0,00034	
2003		-0,00018	±	0,00035	
2004		-0,00064	±	0,00032	**
2005		-0,00054	±	0,00025	**
2006		-0,00043	±	0,00026	
Todos los años		-0,00045	±	0,00013	***
1997	rugosidad	-0,003	±	0,065	
1998		0,11	±	0,06	*
1999		-0,04	±	0,06	
2000		0,04	±	0,05	
2001		0,19	±	0,06	***
2002		0,02	±	0,07	
2003		-0,02	±	0,05	
2004		0,05	±	0,05	
2005		-0,01	±	0,05	
2006		0,03	±	0,05	
Todos los años		0,01	±	0,03	

Modelo (año)	Variables	Coeficientes		Error estándar	Test- Wald
(Continuación Tabla 6.2)					
1997	Ordenada	1,96	±	1,77	
1998		0,10	±	1,93	
1999		2,35	±	1,66	
2000		-1,69	±	1,00	*
2001		3,41	±	1,45	**
2002		4,37	±	1,60	***
2003		0,40	±	1,59	
2004		0,80	±	1,54	
2005		0,63	±	1,14	
2006		0,08	±	1,18	
Todos los años		0,31	±	0,62	

La validación cruzada muestra un resultado más optimista en cuanto a la capacidad predictiva de los modelos anuales (coeficiente de correlación de Spearman $-r_s$ - medio de todos los modelos anuales de 0,64; $p < 0,05$), en comparación con la validación que utilizó datos independientes procedentes del año posterior al de elaboración del modelo (r_s medio=0,60; $p < 0,05$). Sin embargo, esta capacidad predictiva resultó menos variable entre años cuando se evaluó utilizando datos independientes (en cuyo caso la desviación estándar de r_s para los modelos anuales fue de 0,08; mientras que cuando se empleó la validación cruzada tomó un valor de desviación estándar en r_s de 0,09; ver Figura 6.6 y Tabla 6.3). La correlación entre observados y predichos oscila, en ambas validaciones, entre 0,6 y 0,7 (Intervalo de Confianza al 95% de la validación cruzada = 0,58-0,69 y 0,55-0,65 en el caso de la validación independiente) y todas las correlaciones presentaron un nivel de significación inferior a 0,01; por lo que la precisión de todos los modelos es aceptablemente buena.

De este modo, aunque la magnitud y significación de los coeficientes de los distintos modelos anuales es bastante variable, los modelos, en sí mismos, son consistentes en cuanto a su aplicación útil. Es decir, si el objetivo es la predicción, los modelos resultan ser robustos, incluso aunque sus interpretaciones puedan variar entre años (Boyce *et al.* 2002).



Figura 6.6. Variabilidad temporal en la capacidad predictiva de los modelos anuales (1997-2006), medida a través del coeficiente de correlación de Spearman (r_s), como correlación entre observados y predichos. Todos los modelos se elaboraron utilizando los datos de un único año. Los círculos blancos corresponden a los resultados para la validación cruzada de cada modelo; los círculos negros a la validación independiente utilizando datos del año siguiente al de elaboración del modelo (razón por la cual el último año no tiene dato de validación independiente).

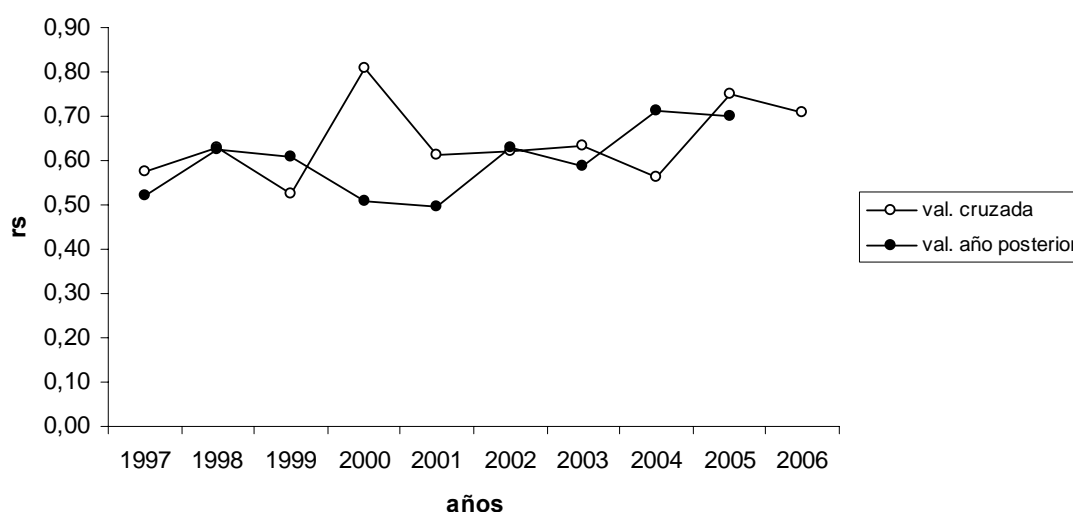


Tabla 6.3. Resultados de las correlaciones de rangos de Spearman (r_s) entre abundancias predichas por los modelos anuales (1997-2006) y abundancias observadas en un subconjunto de los datos de partida (validación cruzada) o en el año posterior al modelo (validación independiente). Todas las correlaciones son significativas a un nivel de $p < 0,01$.

Año	N val. cruzada	r_s validación cruzada	N total	r_s validación independiente
1997	32	0,57	148	0,52
1998	35	0,63	138	0,63
1999	28	0,53	202	0,61
2000	46	0,81	178	0,51
2001	35	0,61	136	0,50
2002	32	0,62	177	0,63
2003	38	0,64	187	0,59
2004	38	0,56	186	0,71
2005	40	0,75	209	0,70
2006	44	0,71	148	0,52
media		0,64		0,60
desviación estándar		0,09		0,08

Modelos sumando datos de varios años

Al igual que sucedía con las validaciones de los modelos anuales, la significación entre observados y predichos de los modelos construidos con datos de varios años fue siempre inferior a 0,01. Por otra parte, la relación entre la capacidad predictiva del modelo y el número de años de los que proceden los datos empleados en su elaboración (Figura 6.7) muestra que, de acuerdo con los resultados de la validación cruzada, hay un incremento en la precisión del modelo con el aumento de los años de datos incluidos (la correlación de rangos de Spearman entre el número de años utilizados para la elaboración de los modelos y el grado de correlación entre observados y predichos es positiva: $r_s=0,72$; $p=0,02$). Sin embargo, esta relación no se observa cuando atendemos a la validación a través de datos independientes procedentes del año posterior. No obstante, también se puede apreciar que, en este caso, la capacidad predictiva aumenta considerablemente desde el modelo que contiene un único año de datos a los siguientes modelos con dos o más años (desde $r_s= 0,54$ hasta $r_s= 0,71$ respectivamente).

Además, en ambas validaciones la precisión de los modelos que contienen el mayor número de años (10 y 9, en función de que se trate de validación cruzada o validación independiente, respectivamente), es superior que la media obtenida en el caso de los modelos anuales. De este modo, el coeficiente de correlación en los modelos acumulando todos los años es $r_s=0,67$ (tanto para la validación cruzada como para la validación independiente), frente al valor medio de los modelos con un único año de datos: 0,60-0,64, dependiendo de que se trate de una validación independiente o cruzada.

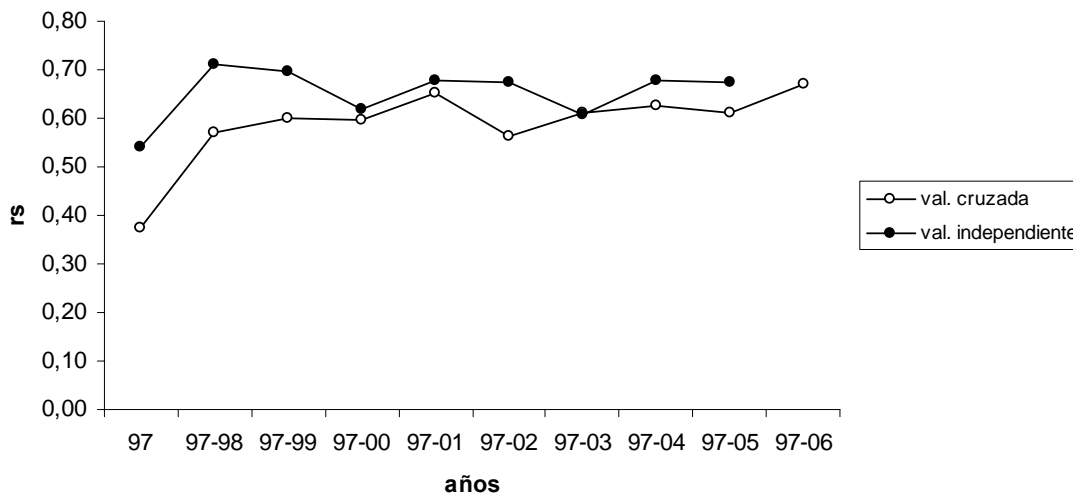


Figura 6.7. Relación entre la adecuación del modelo (validación cruzada y validación con datos independientes) y el número de años empleado en la construcción del modelo. En abcisas se indica el periodo al que corresponden los datos (1997; 1997-1998...). Los modelos fueron validados utilizando datos del año posterior, en el caso de las validaciones independientes, por lo que el modelo que incluye el último año sólo presenta validación cruzada. Todas las correlaciones son significativas a un nivel de $p < 0,01$.

Selección del mejor modelo

Los pesos AIC (p_i) de los diferentes modelos que acumulan datos de varios años muestran un incremento desde 0,19 (en el modelo que incluye únicamente el año 1997) hasta 0,98 (modelo que contiene la serie anual completa desde 1997 a 2006). Esto nos muestra que, al incrementarse el número de años con los que se calibró el modelo, la probabilidad de que el modelo final sea el “mejor” modelo de entre todos los modelos candidatos, creció en un 81% (Figura 6.8), de manera que se redujo considerablemente la incertidumbre en la selección del modelo.

En general, todas las variables son seleccionadas con mayor fuerza (mayor ΔAIC) a medida que se acumulan los datos de la serie anual, pero esto afecta especialmente a las variables basadas en valores de NDVI (a excepción del índice de contraste “NDVIabr-jul”), que son las que experimentan un cambio más notable (Tabla 6.4). De este modo, mientras que la inclusión del resto de variables mejora claramente el modelo utilizando únicamente datos de un año, el índice de vegetación en marzo (“NDVImar”) sólo comienza a hacerlo a partir del modelo elaborado con datos de tres años. Así mismo, el coeficiente de variación en marzo de dicho índice (“NDVImarCV”) necesita de datos de dos años diferentes, y la variación en cada primavera en el mismo índice (“NDVImarabrmayCV”) no queda incluida dentro del “mejor” modelo hasta

considerar al menos datos de una serie de siete años, a pesar de formar parte del segundo modelo más parsimonioso desde que se incluyen más de 5 años en la calibración.

Tabla 6.4. Valores de ΔAIC para los modelos que no incluyen una variable determinada (en columnas) utilizando datos acumulados de varios años (en filas). Se mide así lo adecuado del modelo que no incluye la variable en cuestión en relación al más parsimonioso que sí la incluye. Si $\Delta AIC_i > 2$: existe evidencia de que el modelo que incluye la variable es mejor que un modelo que no la contiene; $3 > \Delta AIC_i > 7$: el modelo sin la variable tiene un apoyo de los datos considerablemente inferior; $\Delta AIC_i > 10$: el modelo sin la variable no es bueno (Burnham & Anderson 2002). En la Tabla 6.1 puede verse una descripción de cada una de las Variables.

Años	ΔAIC_i						
	<i>distautop</i>	<i>herbsec</i>	<i>munic</i>	<i>NDVImar</i>	<i>NDVImarCV</i>	<i>NDVImar-abrmayCV</i>	<i>NDVImar-jul</i>
1997	3,06	4,30	9,04	0,00	1,69	5,09	11,35
97-98	7,20	7,63	16,06	0,54	6,84	1,99	42,37
97-99	6,88	4,13	16,36	2,31	7,19	0,00	48,71
97-00	12,19	12,30	24,16	16,54	6,30	0,00	45,38
97-01	19,46	16,12	30,42	17,83	3,74	0,00	42,24
97-02	24,26	12,55	36,68	16,33	2,59	0,00	51,63
97-03	27,92	13,40	41,12	17,49	6,92	0,00	53,00
97-04	19,91	11,27	37,39	29,53	19,28	0,00	48,54
97-05	16,67	9,20	32,06	26,25	19,63	6,79	59,73
97-06	9,19	58,28	12,47	24,98	18,49	11,04	52,23

Sin embargo, la cantidad de variabilidad explicada por los diferentes modelos no sufrió un incremento similar en paralelo con los años de datos utilizados (Tabla 6.5). A pesar de ello, el valor de R^2 fue inferior en el modelo que sólo contenía un año (R^2 de Nagelkerke= 0,40; Pseudo- R^2 de MacFadden=0,08) con respecto a aquel construido para el periodo de 1997-2006 completo (R^2 de Nagelkerke= 0,44; Pseudo- R^2 de MacFadden=0,10).



Tabla 6.5. Resumen de los modelos más parsimoniosos (con menor valor AIC de todos los posibles) elaborados sumando datos de varios años (desde 1997 a 2006). El primer valor corresponde a la Pseudo-R² de McFadden; el segundo valor es la R² de Nagelkerke (1991). En la Tabla 6.1 puede verse una descripción de cada una de las Variables.

Año	Var.1	Var.2	Var.3	Var.4	Var.5	Var.6	Var.7	g.l.	Devianza	AIC	R ² *
1997	distautop	herbsec	munic		NDVI marCV	NDVI marabr-mayCV	NDVI abr-jul	6	790,55	804,55	0,08/ 0,40
97-98	distautop	herbsec	muni		NDVI marCV		NDVI abr-jul	5	1370,19	1382,19	0,10/ 0,45
97-99	distautop	herbsec	muni	NDVI mar	NDVI marCV		NDVI abr-jul	6	1671,44	1685,44	0,10/ 0,46
97-00	distautop	herbsec	muni	NDVI mar	NDVI marCV		NDVI abr-jul	6	2158,74	2172,74	0,10/ 0,46
97-01	distautop	herbsec	muni	NDVI mar	NDVI marCV		NDVI abr-jul	6	2392,77	2406,77	0,09/ 0,44
97-02	distautop	herbsec	muni	NDVI mar	NDVI marCV	NDVI marabr-mayCV	NDVI abr-jul	7	2646,07	2662,07	0,10/ 0,46
97-03	distautop	herbsec	muni	NDVI mar	NDVI marCV		NDVI abr-jul	6	2885,02	2899,02	0,09/ 0,44
97-04	distautop	herbsec	muni	NDVI mar	NDVI marCV		NDVI abr-jul	6	3082,85	3096,85	0,09/ 0,42
97-05	distautop	herbsec	muni	NDVI mar	NDVI marCV	NDVI marabr-mayCV	NDVI abr-jul	7	3271,47	3287,47	0,09/ 0,42
97-06	distautop	herbsec	muni	NDVI mar	NDVI marCV	NDVI marabr-mayCV	NDVI abr-jul	7	3550,88	3566,88	0,10/ 0,44

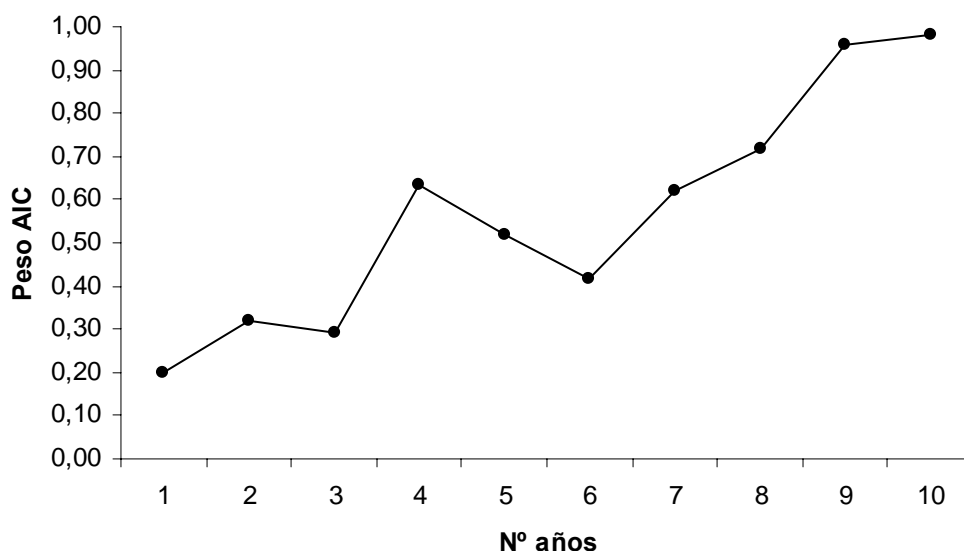


Figura 6.8: Evolución del peso AIC de los modelos más parsimoniosos (aquellos que presentan un valor de AIC menor) con el incremento en los años de datos empleados para su elaboración.

Elaboración del modelo final

El ajuste del modelo mejora con el incremento en los años de los que proceden los datos para su elaboración. Por esta razón, se consideraron los datos de la totalidad del período de estudio (desde 1997 a 2006) para definir un modelo final que pudiera ser implementado en un SIG.

Término de dependencia espacial

Para incluir la autocorrelación espacial en el modelo final se estimó la intensidad de la agregación de las avutardas, calculando el número de bandos dentro de un radio de 8 km (que es la distancia a la que el coeficiente de autocorrelación I de Moran presenta valores superiores a 0,3; Figura 6.4) en torno a una localización espacial determinada. Al introducir datos de densidad positiva de la especie frente a localizaciones al azar, en los que la especie está ausente, era difícil encontrar una autocovariable que no correlacionara con la variable dependiente. Por eso, el nuevo término para la agregación espacial presentó una correlación significativa con la variable dependiente ($r_s=0,74$; $p<0,05$). El uso de un término de dependencia espacial en lugar de un término similar al autologístico definido por Augustin *et al.* (1996) tiene como ventaja que puede incorporarse en el modelo antes de su ajuste, pero reduce la precisión de la predicción para áreas no prospectadas (Olivier & Wotherspoon 2005). Aunque los modelos que incluyeron el término de dependencia espacial no fueron estrictamente de naturaleza autologística (Keitt *et al.* 2002), la información contenida en el término de atracción coespecífica añadido al modelo logró mejorar su capacidad explicativa, mostrando la importancia de tener en cuenta este factor cuando se modela la selección de hábitat en especies gregarias (Olivier & Wotherspoon 2005). La inclusión del término de dependencia espacial incrementó la devianza explicada por el modelo final hasta valores de Pseudo- R^2 de McFadden=0,14; R^2 de Nagelkerke=0,56, y no influyó de forma considerable en los coeficientes estimados para cada una de las variables del modelo (Tablas 6.6 y 6.7), a pesar de que muchos estudios indican que la predicción de un modelo puede verse afectada si existe estructura espacial en la variable respuesta (Legendre *et al.* 2002).

El incremento en la devianza explicada con la inclusión de la autocovariable está indicando que la densidad de avutardas se ve afectada por la presencia cercana de coespecíficos, pero que dicha influencia es condicional a la presencia de un hábitat adecuado, como muestran el resto de variables que resultan significativas en el modelo. La variable "NDVImar" deja de ser significativa, de acuerdo con el test de Wald, tras considerar la dependencia espacial y, aunque sí que queda incluida dentro del modelo más parsimonioso según los AIC, el valor de ΔAIC (0,17) muestra que no existe una evidencia



consistente para el modelo que la incluye una vez considerada la dependencia espacial.

Términos de interacción

Como el número de variables explicativas potenciales era elevado (17 de partida), no es viable evaluar todas las interacciones posibles. Por eso se eligieron sólo las interacciones dobles más intuitivas y realistas de acuerdo con los datos. Para explorar una posible influencia de la variabilidad temporal (entre años y dentro de la misma temporada reproductora) y el uso del suelo en cada localización se incorporaron al modelo final (excluyendo el término de dependencia espacial), dos nuevas variables: “NDVImarCV*herbsec” y “NDVImarabrmayCV*herbsec”. Su incorporación dentro del modelo final no modifica las significaciones ni los coeficientes de las variables previamente consideradas. Tampoco contribuyó a incrementar la devianza explicada por el modelo. De los dos términos considerados sólo el segundo fue estadísticamente significativo ($p < 0,01$; Tabla 6.8), presentando un signo negativo. De este modo, la influencia de la variabilidad en el índice de vegetación a lo largo de una misma primavera (“NDVImarabrmayCV”) sobre la densidad de avutardas es diferente dependiendo de la superficie de secano (“herbsec”) que exista en la localización. Esto significa que las avutardas seleccionan lugares menos variables a medida que aumenta la proporción de secano.

Modelo final

Los modelos “explicativos”, de acuerdo con la terminología empleada por Guisan *et al.* (2002), arrojan luz sobre los patrones que producen los procesos ecológicos (Olivier & Wotherspoon 2005), es decir, describen y explican la relación entre las especies y un amplio rango de predictores ambientales, determinando las relaciones más significativas. Pero el incremento en la devianza que se busca en estos modelos supone un compromiso a la hora de minimizar el error en la predicción, que es el objetivo de nuestro trabajo. Debido a la complejidad que implica incorporar un efecto de agregación, los modelos que incluyen la atracción coespecífica son muy útiles por su alto valor explicativo, pero su aplicación como modelos predictivos sistemáticos requiere de una mayor separación de los efectos debidos al hábitat y aquellos que son causados por elecciones sociales (Olivier & Wotherspoon 2005). Por otra parte, incluir términos de interacción implica generar colinealidad entre los predictores que ya existían y esas nuevas variables.

Como el objetivo de nuestro modelo es el predictivo, se optó por un modelo final conservativo, en el que se incluyeron únicamente las siete variables antes descritas, sin términos de interacción o de dependencia espacial (Tabla 6.6). Este modelo final fue el que se utilizó en la elaboración de los mapas de calidad de hábitat.

Tabla 6.6. Resultados del modelo lineal generalizado final elaborado con datos de todo el período de estudio (1997-2006). La significación de los coeficientes fue evaluada mediante el test de Wald. La importancia de la variable dentro del modelo final se midió como 1 menos el cociente entre la devianza explicada por el modelo final y la devianza explicada por un modelo reducido en el que la variable fue excluida. En la Tabla 6.1 puede verse una descripción de cada una de las Variables.

<i>Variable</i>	<i>Coeficiente</i>	<i>Error estándar</i>	<i>Estadístico de Wald</i>	<i>Significación</i>	<i>Importancia</i>
Constante	-1,448	0,328	19,463	0,0000	
distautop	0,00003	0,000007	15,449	0,0001	0,314
herbsec	0,041	0,005	56,464	0,0000	1,669
munic	-0,152	0,038	16,240	0,0001	0,406
NDVImar	0,011	0,002	24,469	0,0000	0,754
NDVImarCV	0,046	0,010	21,889	0,0000	0,574
NDVImarabrmayCV	0,051	0,013	16,785	0,0000	0,366
NDVIabr-jul	3,860	0,502	59,229	0,0000	1,504

Tabla 6.7. Resultados del modelo lineal generalizado final incluyendo un término de dependencia espacial ("dep_espac" = número de bandos de avutarda registrados en 1997-2006 en un radio de 8 km en torno a cada localización). En la Tabla 6.1 puede verse una descripción del resto de las Variables.

<i>Variable</i>	<i>Coeficiente</i>	<i>Error estándar</i>	<i>Estadístico de Wald</i>	<i>Significación</i>
Constante	-0,857	0,304	7,944	0,004
dep_espac	0,007	0,0005	190,861	0,000
distautop	-0,00002	0,00001	9,928	0,001
herbsec	0,018	0,005	12,187	0,000
munic	-0,086	0,035	6,149	0,013
NDVImar	0,003	0,002	1,807	0,178
NDVImarCV	0,041	0,009	19,584	0,000
NDVImarabrmayCV	0,070	0,012	35,947	0,000
NDVIabr-jul	1,392	0,498	7,824	0,005



Tabla 6.8: Resultados del modelo lineal generalizado final, elaborado con datos de todo el período de estudio (1997-2006), incluyendo los términos de interacción biológicamente más plausibles (en negrita). La significación de los coeficientes fue evaluada mediante el test de Wald. En la Tabla 6.1 puede verse una descripción de las Variables

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>Error estándar</i>	<i>Estadístico de Wald</i>	<i>Significación</i>
Ordenada	-1,784	0,369	23,432	0,000
distautop	-0,00003	0,00001	15,527	0,000
herbsec	0,093	0,020	22,343	0,000
MEDmuni	-0,148	0,038	15,467	0,000
MEDNDVImar97-06	0,010	0,002	21,005	0,000
NDVImarCV	0,060	0,019	10,565	0,001
herbsec*NDVImarCV	-0,001	0,001	1,321	0,250
NDVIabr-jul	3,508	0,509	47,538	0,000
NDVImarabrmay97-05CV	0,080	0,021	14,424	0,000
herbsec*NDVImarabrmay97-05CV	-0,003	0,002	4,416	0,035

El modelo final considerado contiene siete variables explicativas (Tabla 6.6). La densidad de avutardas resultó estar negativamente relacionada con la distancia a autopistas y autovías (variable “distautop”) y con la densidad de población humana (“munic”). Por el contrario, la relación con la variación en los índices de vegetación en primavera, tanto entre años (“NDVImarCV”) como dentro del mismo año (“NDVImarabrmayCV”), con la proporción de superficie dedicada al cultivo de secano (“herbsec”), y con la diferencia entre los índices de vegetación de los meses de abril y julio (“NDVIabr-jul”), fue de signo positivo. La significación estadística de todas las variables fue elevada de acuerdo con el test de Wald empleado (nivel de significación inferior al 1% en todos los casos).

La devianza total explicada por el modelo final es, como ya se comentó antes: Pseudo- R^2 de McFadden = 0,10; R^2 de Nagelkerke= 0,44. La importancia de cada una de las variables particulares dentro del modelo también se midió en términos de devianza del modelo explicada por la variable en cuestión (1-Devianza modelo final/Devianza modelo sin dicha variable; ver Tabla 6.6). De este modo, las variables que explican mayor cantidad de devianza son la proporción de secano dentro de cada km² (“herbsec”), y el valor de contraste entre los índices de vegetación de abril y julio (“NDVIabr-jul”), con valores de 1,67 y 1,50 respectivamente. La variable que menos capacidad explicativa tiene dentro del modelo es la distancia a autopistas (“distautop”), seguida de la variabilidad en el índice de vegetación en la primavera de cada año (“NDVImarabrmayCV”), con valores de 0,31 y 0,37, también respectivamente (Tabla 6.6).

Validación del modelo final

- Validación cruzada:

Al incluir el modelo final todos los datos disponibles de la serie anual no existía una muestra independiente dentro del área de estudio con la que validarlo de manera prospectiva. Por eso, se realizó una validación cruzada algo más compleja que la desarrollada en los modelos anteriores, una “validación cruzada con 10%” (Tabla 6.9). El valor medio de r_s para las diez validaciones fue de 0,64 (Intervalo de Confianza de r_s al 95% = 0,60-0,68).

De acuerdo con el *Índice de validación cruzada* nuestro modelo resulta muy fiable, al obtenerse un valor medio en dicho índice para las diez validaciones inferior a 0,1 (*Índice de Reducción en la validación cruzada medio* = -0,001).

Tabla 6.9: Resultados de la “validación cruzada con 10%”. Correlaciones de rangos de Spearman entre observados en los datos de entrenamiento (N_a es su correspondiente tamaño muestral) y en los observados en el subconjunto para validar (N_b es su tamaño muestral), y los predichos por el modelo. *Índice de reducción en la validación cruzada* medido como $r_{sa}^2 - r_{sb}^2$. Todos los coeficientes de correlación son significativos a un nivel inferior al 1%.

Validación	N_a	N_b	r_{sa}	r_{sa}^2	r_{sb}	r_{sb}^2	Índice
1	600	66	0,65	0,42	0,57	0,33	0,089
2	598	68	0,64	0,41	0,65	0,42	-0,009
3	599	67	0,64	0,41	0,64	0,41	-0,001
4	599	67	0,65	0,43	0,53	0,29	0,143
5	600	66	0,64	0,41	0,62	0,39	0,020
6	600	66	0,65	0,42	0,60	0,36	0,057
7	599	67	0,64	0,41	0,64	0,41	0,005
8	599	67	0,63	0,39	0,71	0,51	-0,114
9	600	66	0,64	0,41	0,71	0,51	-0,097
10	600	66	0,63	0,40	0,71	0,50	-0,100
media			0,64		0,64		-0,001
desviación estándar			0,01		0,06		0,085



- Validación con datos externos al área de estudio:

Dada la falta de datos independientes dentro del área de estudio, y tras los buenos resultados obtenidos con la validación cruzada, se realizó una nueva validación con datos procedentes de una zona ajena a la de estudio, para lo que se utilizó un censo de la región de la “Mesa de Ocaña” (en la provincia de Toledo) realizado en marzo de 2006. La correlación de rangos de Spearman entre observados y predichos por el modelo arrojó un coeficiente $r_s=0,42$ ($p<0,01$). Hay que tener en cuenta que esta zona toledana sólo se ha censado una primavera, de manera que no existe para ella un conocimiento tan exhaustivo como el que se tiene del área de estudio, por lo que han podido incluirse como zonas en las que la especie está ausente, lugares que podrían ser ocupables por la avutarda (en otros años diferentes al muestreado o en días diferentes al de realización del censo dentro de la misma primavera). Esto podría suponer una capacidad predictiva del modelo aún mejor de la que muestran nuestros resultados, pero para ello habría que acumular una serie temporal más amplia en esta zona.

El modelo sobrestimó la densidad de avutardas en el área de estudio (en el 81% de las ocasiones la diferencia entre observados y predichos era negativa), especialmente para las localizaciones seleccionadas al azar que presentaban ausencia de la especie. Los modelos de abundancia, comparados con los de presencia/ausencia, pueden ser menos precisos, cometiendo los mayores errores en el caso de los valores extremos de densidad (Olivier & Wotherspoon 2005). No obstante, esta sobreestima está en consonancia con lo encontrado por Osborne *et al.* (2001) en el modelo de presencia/ausencia que desarrollaron, en el que también observaban que la predicción de los lugares ocupados resultaba ser más exitosa que la de las ausencias.

Finalmente, el modelo se trasladó a un SIG con el fin de generar mapas predictivos que pudieran aplicarse, en capítulos posteriores, en modelos de la dinámica de la metapoblación de estudio (Figura 6.9).

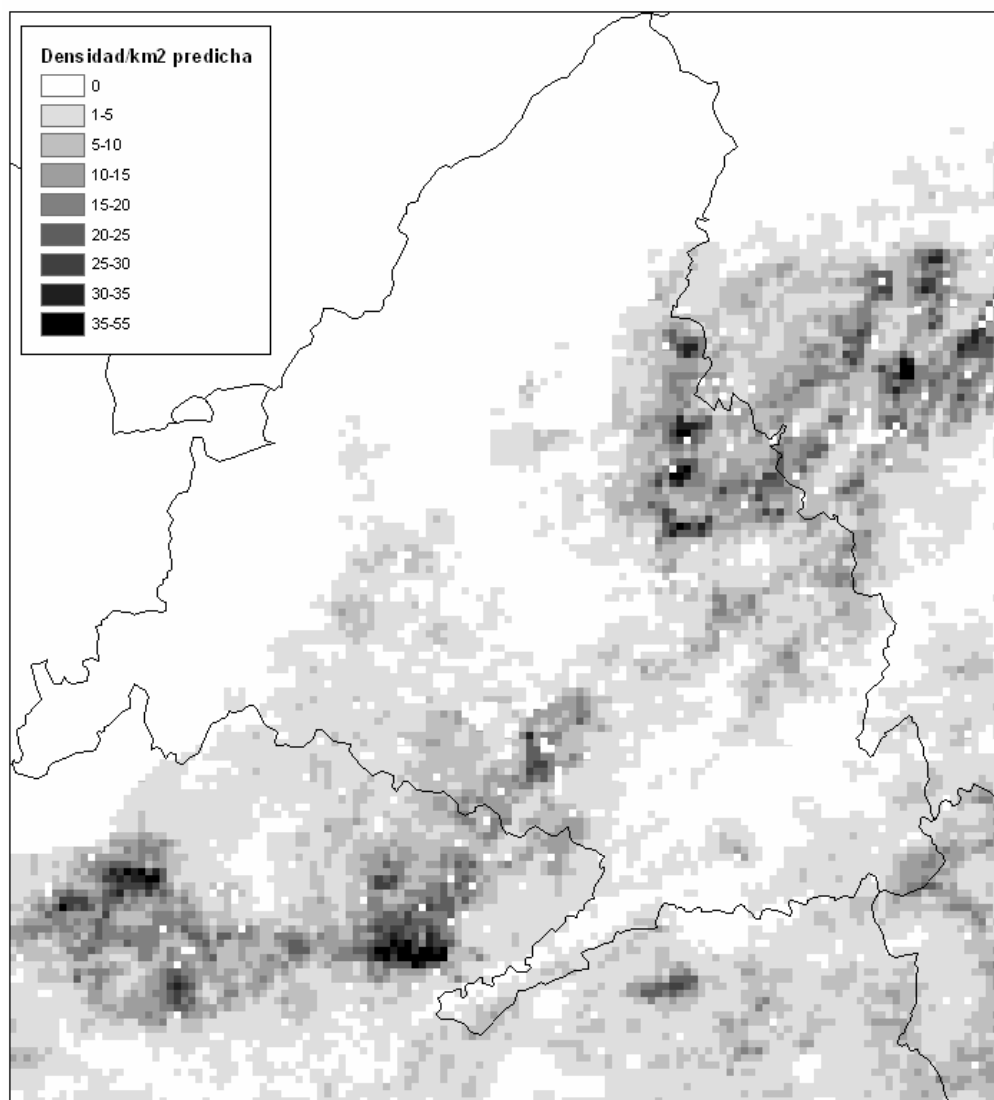


Figura 6.9: Modelo final, elaborado con datos del periodo 1997-2006, que predice la densidad de avutardas por kilómetro cuadrado en el área de estudio tras su implementación en un SIG. El modelo se calibró con datos de la provincia de Madrid y alrededores, y se ha extrapolado a la provincia de Toledo (al sur), pero no a las provincias de Ávila y Segovia (en el noroeste) en las que también podría existir presencia de la especie.



DISCUSIÓN

Modelos de abundancia frente a modelos de presencia

Comprender los patrones de distribución de las especies es un tema central de la Ecología. Los avances que han tenido lugar en los últimos años han hecho que la modelación estadística de la presencia o la abundancia de las especies sea algo común (Guisan & Zimmerman 2000). Pero en la literatura actual predomina la utilización de datos de presencia-ausencia por encima de los de abundancia para la construcción de estos modelos, porque la toma de buenos datos de abundancia es más costosa, e incluso puede no ser viable en el caso de algunas especies (Joseph *et al.* 2006). Sin embargo, la probabilidad de presencia no siempre es un buen indicador de la abundancia (Barry & Welsh 2002), ya que los factores que influyen en la abundancia pueden diferir de aquellos que limitan la distribución de las especies (Vernier *et al.* 2001). En general, se asume que la abundancia es un buen indicador de la calidad del hábitat, reflejando factores clave como el éxito reproductor, la capacidad de carga o la susceptibilidad de las poblaciones a la extinción (Pearce & Ferrier 2001), de manera que aporta una mayor información y una mejor comprensión de los procesos que el mero dato de presencia-ausencia. Osborne *et al.* (2001) desarrollaron un modelo en el que, a pesar de conseguir una probabilidad de presencia relacionada con el número de aves presentes en el área de estudio, no existía una correlación clara entre ambos. En el presente trabajo se optó por modelar la densidad de la avutarda, porque cuando la especie presenta una detectabilidad alta (como sucede en nuestro caso), los modelos basados en datos de abundancia son más precisos que aquellos que emplean patrones de presencia-ausencia (Joseph *et al.* 2006).

El modelo de probabilidad de presencia para la avutarda elaborado por Osborne *et al.* (2001) describe bien la abundancia de avutardas a bajas densidades (de acuerdo con lo predicho por nuestro propio modelo), sin embargo, una vez que la probabilidad de presencia es elevada (por encima del 8%), esta probabilidad no guarda una relación directa con la densidad observada, de manera que no es un buen indicador de la abundancia. Es decir, que este modelo ofrece buenos resultados a nivel cualitativo (qué hábitat es adecuado) pero no cuantitativo (cuál es el grado de idoneidad de ese hábitat adecuado). Nuestro modelo, al incluir una variable dependiente cuantitativa, sí que refleja esta diferente idoneidad dentro del hábitat de calidad para la especie (y lo hace con una fidelidad relativamente alta, si comparamos las predicciones del modelo con las densidades observadas).

Variables seleccionadas

Utilizando sólo unas pocas variables predictoras sencillas de medir se ha conseguido cumplir el principal objetivo propuesto de obtener un modelo que resultara ser un buen indicador de la densidad de la avutarda en el área de estudio durante el período reproductor. Las variables seleccionadas por el modelo pueden separarse en tres grupos. El primero, constituido por el valor de índice normalizado de vegetación (NDVI) en marzo, la diferencia en el NDVI de los meses de abril y julio, y la proporción de suelo dedicado al cultivo de secano, identifica la superficie correspondiente a la estepa cerealista dentro del área de estudio. El segundo, en el que se incluyen la densidad de población humana y la distancia a autopistas, refleja el grado de humanización del territorio. Finalmente, el último grupo (coeficientes de variación en el NDVI, interanual o intranual) muestran la constancia del medio en diferentes años o dentro de una misma temporada reproductora. El modelo final resultante es consistente con los requerimientos cualitativos de la especie (Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001) y es incluso generalizable, con una fiabilidad relativamente aceptable, a un área exterior al sistema. Esta generalización, no obstante, es limitada debido a la capacidad que presenta la avutarda de sobrevivir en una gran variedad de medios esteparios (como demuestra su amplio rango de distribución mundial: Del Hoyo *et al.* 1996) lo que implica también que un modelo de hábitat para la especie en un área concreta no sea fácilmente extrapolable a otras poblaciones fuera de ese ámbito geográfico.

Atracción coespecífica

La mayor magnitud del error en la predicción de la densidad de avutardas en las localizaciones en las que la especie está ausente es un indicador de que la relación entre la calidad del hábitat y la densidad de avutardas está interferida por otro proceso, haciendo que el efecto de la selección debida a la calidad del hábitat en sí misma, se confunda con el efecto de la atracción ejercida por otras aves. Este efecto se manifiesta también en el patrón de autocorrelación espacial detectado en la densidad de la especie, que se traduce en una mejora del poder explicativo del modelo cuando se incorpora la atracción coespecífica. Sin embargo, aunque la densidad de avutardas esté afectada por la presencia cercana de coespecíficos, dicha influencia es condicional a la existencia de un hábitat adecuado, indicado por el resto de variables del modelo, que son las que realmente reflejan la calidad del hábitat de una localización determinada.

Existen hipótesis que explican que esta preferencia por parte de las avutardas de establecerse en lugares donde hay otros miembros de la especie se



debe a razones adaptativas (Alonso *et al.* 2004, Osborne 2005). De este modo, la atracción coespecífica no sólo podría ocurrir para facilitar el emparejamiento, sino que también serviría para proporcionar información sobre la calidad del ambiente que los individuos, por sí solos, no pueden evaluar fácilmente. Consiguientemente, el lugar ocupado históricamente por la especie sería considerado como “información pública” a la que los individuos acceden a través de la presencia de otros (Valone & Templeton 2002).

Variabilidad interanual y estacional del medio

Si la información pública se utiliza para determinar el establecimiento, se esperaría que los lugares ocupados fueran utilizados como lugar de establecimiento con más frecuencia que aquellos lugares que permanecen vacíos, y que factores ambientales clave que mejoraran la supervivencia de la especie (tales como clima y vegetación), fueran más estables en el tiempo en estas zonas (Osborne 2005).

La aplicación de imágenes de satélite que describen la biomasa vegetal presente es muy útil a la hora de modelar esta y otras especies (Osborne *et al.* 2001, Suárez-Seoane *et al.* 2002, 2004), especialmente por el alto grado de resolución temporal que presentan, y nos ha permitido evaluar la influencia de la constancia del medio en la selección del hábitat por parte de las avutardas. Los animales son capaces de percibir la variabilidad que existe en el medio y de tomar decisiones conforme a ella. De este modo, no sólo el valor medio de una variable es importante en su selección, sino que la varianza experimentada por dicha variable puede ser determinante en su preferencia por parte de las especies (e. g. Bautista *et al.* 2001). En nuestro trabajo se muestra que la variación que tiene lugar en la biomasa vegetal dentro de una misma estación reproductora (NDVI de los meses de marzo, abril y mayo), guarda una relación negativa con la densidad de avutardas (una vez corregido el efecto confundidor de la proporción dedicada al cultivo de secano). Suárez-Seoane *et al.* (2002 y 2004) encontraron unos resultados similares al examinar la variabilidad entre lugares con presencia y lugares con ausencia de avutardas, observándose que los lugares vacíos y ocupados, definidos como hábitat adecuado a escala local (Lane *et al.* 2001) y a escala de paisaje (Osborne *et al.* 2001, Suárez-Seoane *et al.* 2002), pueden distinguirse por su estabilidad estacional, incluso cuando parecen idénticos (Osborne 2005). De este modo, esos lugares más estables en cuanto a la biomasa vegetal presente a lo largo de la primavera serían zonas de mayor calidad donde la productividad vegetal se mantiene más constante.

La cantidad de biomasa vegetal disponible durante el mes de marzo (medida a través del NDVI de dicho mes) es determinante en la selección del hábitat por parte de las avutardas. Pero, a diferencia de lo que sucedía con la

variabilidad dentro de un mismo periodo reproductor, cuando se analiza la variación interanual en este índice se encuentra que dicha variabilidad está positivamente relacionada con la densidad de avutardas, en contra de lo que predice la hipótesis de la atracción coespecífica antes descrita. Así, las densidades más elevadas de avutardas se registraron en aquellos lugares en los que la variabilidad interanual en la biomasa vegetal es mayor. Esta preferencia por lugares más variables entre años puede interpretarse como una selección por parte de la especie de aquellas zonas del área de estudio que presentan una mayor heterogeneidad temporal.

Numerosos estudios relacionan positivamente la heterogeneidad espacial del paisaje en medios agrícolas y la biodiversidad presente en dichos hábitats (Pain & Pienkowski 1997, Anderson *et al.* 2001, Donald *et al.* 2002, Benton *et al.* 2003, Newton 2004), repercutiendo negativamente la intensificación de las prácticas agrícolas, que tiende a homogeneizar el medio, en las especies de aves esteparias que lo ocupan (Donald *et al.* 2001, Wolff *et al.* 2001). Pero la heterogeneidad también puede producirse a una escala temporal, por una mayor rotación en los cultivos, en sistemas con un régimen de explotación agrícola tradicional. De este modo el modelo, al seleccionar áreas con una variabilidad interanual mayor en la biomasa vegetal (mayor coeficiente de variación en el NDVI), estaría identificando aquellas unidades espaciales en las que existen parcelas de menor tamaño y en las que se mantiene un régimen de cultivo de “año y vez”, dejando descansar la tierra durante un año, propias de la agricultura extensiva en el área de estudio. La constancia del medio, que resulta determinante en el hábitat seleccionado por las avutardas, es difícil de evaluar para un individuo que llega por primera vez a un grupo reproductor. En este escenario, la presencia de coespecíficos representaría un indicador inmediato de la calidad del hábitat que no necesitaría de una experiencia previa.

Por otra parte, la variabilidad observada en los modelos anuales no parece ser fruto de una variación interanual en la selección del hábitat por parte de la especie, ya que el modelo general que consideró los datos del periodo completo tenía una capacidad explicativa mayor que los construidos para años individuales. Por el contrario, la pérdida de incertidumbre en el modelo a medida que se incorporan datos de periodos de tiempo más largos, parece reflejar la limitación que supone el empleo de datos de carácter temporalmente puntual (como los censos realizados para determinar la densidad de la especie, que se desarrollan a lo largo de tan sólo 3-5 días de toda la estación reproductora) y que, por tanto, aunque representativos, no comprenden todo el área utilizada por la especie durante la primavera. Además, para la detección de la influencia de la variabilidad estacional en la selección del hábitat fue necesario acumular datos de más de siete años. Todo ello nos indica la importancia de la serie temporal de datos disponible a la hora de ajustar un



modelo de selección de hábitat, ya que si dichos datos son insuficientes, puede llegarse a conclusiones erróneas acerca de las variables que determinan la distribución de las especies y a tomar decisiones de conservación equivocadas.

Validez de los modelos

La capacidad predictiva de los modelos en general, y del modelo final en particular, fue aceptablemente alta, siendo el modelo final una representación adecuada del sistema. Sin embargo, una buena capacidad predictiva no implica, necesariamente, un buen modelo explicativo de la selección del hábitat de una especie. El poder explicativo del modelo no resultó excesivamente alto. La razón de ello es que, en este trabajo, se ha buscado la capacidad predictiva de los modelos por encima de la explicativa, seleccionando para el modelo final un número mínimo de variables que pudieran indicar la selección de hábitat por parte de la especie. Por otro lado, cualquier inferencia hecha a partir de un modelo está limitada por el tamaño del grano, puesto que no se puede detectar ningún patrón que esté por debajo de dicho grano. Por cuestiones logísticas, expandir la extensión suele suponer aumentar el tamaño de grano, de manera que la capacidad de detectar patrones a grandes escalas conlleva el coste de pérdida de resolución a escalas de detalle más finas (Wiens 1989). Nuestro modelo se ha desarrollado a una escala de paisaje, utilizando variables relativamente fáciles de medir a esta escala de trabajo. Los modelos de grano fino, contruidos con predictores directos que están inmediatamente ligados a la biología de la especie, son, por el contrario, difíciles de generar en el caso de áreas extensas, mientras que los modelos de grano grueso tienen más interés a la hora de predecir la presencia de una especie (Seoane *et al.* 2006, Bustamante & Seoane 2004). Si la especie está respondiendo a características locales del hábitat, estas características específicas pueden no estar bien descritas con el grano relativamente grande que se ha definido en este trabajo.

Implicaciones para la conservación

Los modelos aquí desarrollados, al igual que otros en los que también se estudian aves esteparias (Brotons *et al.* 2004, Donald *et al.* 2001, Wolff *et al.* 2001, Alonso *et al.* 2003, Seoane *et al.* 2006), nos recuerdan la estrecha relación existente entre estas especies y las actividades humanas que tienen lugar en el medio eminentemente humanizado que ocupan. La densidad humana es un indicador indirecto de la calidad del hábitat para la especie. El uso tradicional del suelo, al que está ligada la presencia de la avutarda (BirdLife International 2000 y 2001) implica una economía rural basada en la agricultura, que explica la menor población humana existente en los municipios en los que estas aves están presentes. El único tipo de vía de comunicación con un impacto

significativo en la densidad de avutardas fue el de las autovías/autopistas. No debemos olvidar, que en estas carreteras la velocidad y número de vehículos que circulan por ellas es superior a la de carreteras de categoría nacional o comarcal, y que el área de exclusión que implican es también mayor que en el resto de vías (ya que presentan arcenes más amplios, medianas de separación entre los dos sentidos de circulación y vallas que impiden el acceso). Recientemente se han construido en el área de estudio cuatro nuevas autopistas (radiales de peaje R-2, R-3, R-4 y R-5) y está proyectada la construcción de una más (la R-1). Por otra parte, el desarrollo urbanístico que está teniendo lugar en los últimos años en la zona ha conllevado la construcción de nuevas viviendas, muchas veces demasiado próximas o en el propio hábitat potencialmente ocupable por la especie, además de estarse produciendo una pérdida de la economía tradicional que se desarrollaba en los municipios de la zona. Todo ello, junto con la transformación de suelos agrícolas en terrenos para la explotación industrial (polígonos, extracciones de áridos), ha supuesto la desaparición de un 3% de la superficie la superficie total (12.222 km²) dedicada al cultivo herbáceo de secano en el área de estudio considerada durante un período de diez años (CORINE Land Cover, 1990; 2000). Esta tendencia, lejos de detenerse, va en aumento (como demuestran los actuales planes de desarrollo urbanístico de términos municipales como Villanueva de la Torre, Meco o Alcalá de Henares). La persistencia futura de la avutarda en el área de estudio depende de que el actual desarrollo económico no olvide las consideraciones medioambientales, manteniendo los usos del suelo tradicionales, al menos en las zonas de más alto valor ecológico, que son las que permiten la supervivencia de esta y otras aves esteparias en nuestra provincia y alrededores.

BIBLIOGRAFÍA

- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2003. Distribution, size and recent trends of the Great Bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola* 50(1): 21-29.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. & Lane, S. 2004. Distribution dynamics of great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biod. Conserv.* 00: 1-16.
- Akaike, H. 1973. *Information theory as an extension of the maximum likelihood principle*. En: Petrov, B. N. & Csaksi, F. (eds.). 2nd International Symposium on Information Theory: 267-281. Akademiai Kiado. Budapest.



- Anderson, G.Q.A., Bradbury, R.B. & Evans, A.D. 2001. *Evidence for the effects of agricultural intensification on wild bird populations in the UK*. RSPB Research Report No 3, RSPB. Sandy.
- Augustin, N. H., Muggleston, M. A. & Buckland, S. T. 1996. An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology* 33: 339-347.
- Azenha da Rocha, P. N. 1999. *A Interpretação Ecológica de Imagens de Satélite e a Utilização de Sistemas de Informação Geográfica Aplicados à Conservação da Abetarda Otis tarda no Biótopo Corine de Castro Verde*. Tesis Doctoral, Universidade Técnica de Lisboa. Instituto Superior de Agronomia. Lisboa.
- Barry, S. C. & Welsh, A. H. 2002. Generalized additive modelling and zero inflated count data. *Ecological Modelling* 157:179-188.
- Bautista, L. M., Martín, B., Martínez, L. & Mayo, C. 2001. Risk sensitive-foraging in coal tits. *Behaviour* 138(1): 69-83.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *TREE* 18(4): 182-188.
- BirdLife International, 2000. *Threatened birds of the world*. Lynx Edicions, BirdLife International. Barcelona-Cambridge.
- BirdLife International, 2001. *Threatened birds of Asia: the BirdLife International Red Data Book*. BirdLife International. Cambridge.
- BirdLife International (2006) Species factsheet: Otis tarda. <http://www.birdlife.org> 7/9/2006
- Breslow, N. E. 1995. Generalized Linear Models: Checking Assumptions and Strengthening Conclusions. *Congresso Nazionale Societa' Italiana di Biometria*. Cortona.
- Boyce, M. S., Vernier, P. R., Nielsen, S. E. & Schmiegelow, F. K. A. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157: 281-300.
- Bustamante, J. 2003. Cartografía predictiva de variables climáticas: comparación de distintos modelos de interpolación de la temperatura en España peninsular. *Graellsia* 59(2-3): 359-376.

- Bustamante, J. & Seoane, J. 2004. Predicting the distribution of four species of raptors (Aves: *Accipitridae*) in southern Spain: statistical models work better than existing maps. *Journal of Biogeography* 31: 295-306.
- Brotons, L., Mañosa, S. & Estrada, J. 2004. Modelling the effects of irrigation schemes on the distribution of stepp birds in mediterranean farmland. *Biodiversity and Conservation* 13: 1039-1058.
- Burnham, K. P., & D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2nd Edition. Springer-Verlag. Nueva York.
- Chamberlain, D. E., Fuller, R. J., Bunce, R. G. H., Duckworth, J. C. & Shrubbs, M. 2000. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* 37: 771-788.
- Confederación Hidrográfica del Tago (<http://www.chtajo.es/>). Ministerio de Medio Ambiente.
- Corine Land Cover (CLC1990) 250m. Agencia Europea de Medio ambiente (EEAA, <http://www.eea.europa.eu>)
- Corine Land Cover (CLC2000) vector para España. Fuente: CNIG (2004). Agencia Europea de Medio ambiente (EEAA, <http://www.eea.europa.eu>)
- Corine land cover changes (CLC1990-CLC2000) vector para España. Fuente: CNIG (2004). Agencia Europea de Medio ambiente (EEAA, <http://www.eea.europa.eu>)
- Corsi, F., De Leeuw, J. & Skidmore, A. 2000. Modelling species distribution with GIS. En: Boitani, L. & Fuller, T. K. (eds.). *Research Techniques in Animal Ecology*: 389-434. Columbia University Press. Nueva York.
- Cox, D. R. & Snell E. J. 1989. *Analysis of Binary Data* (2nd Ed.) Chapman and Hall. Londres.
- Dalthorp, D. 2004. The generalized linear model for spatial data: assessing the effects of environmental covariates on population density in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 111: 117-131.
- Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M. & Hawkins, B. A. 2003. Spatial autocorrelation of species-environment relationships. *Landscape Ecology* 17: 637-646



- Donald, P. F., Green, R. E. & Heath, M. F. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird population. *Proc. R. Soc. London B* 268: 25-29.
- Donald, P.F., Pisano, G., Rayment, M.D. & Pain, D.J. 2002. The Common Agricultural Policy, EU enlargement and the conservation of Europe's farmland birds. *Agr. Ecosys. Environ.* 89: 167-182.
- Dorman, J. L. & P. J. Sellers, 1989. A Global Climatology of Albedo, Roughness Length and Stomatal Resistance for Atmospheric General Circulation Models as Represented by the Simple Biosphere Model (SiB). *Journal of Applied Meteorology* 28: 833-855.
- Dunning, J. B., Jr., Stewart, D. J., Danielson, B. J., Noon, B. R., Root, T. L., Lamberson, R. H. & Stevens, E. E. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* 5: 3-11.
- Faria, N. & Rabaça, J. E. 2004. Breeding habitat modelling of the little bustard *Tetrax tetrax* in the site of community importance of Cabrela (Portugal). *Ardeola* 5 (12): 331-343.
- Fielding, A. H. & Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ. Conserv.* 24: 38-49.
- Franco, A. M., Brito, J. C. & Almeida, J. 2001. Modelling habitat selection of Common Cranes *Grus grus* wintering in Portugal using multiple logistic regression. *Ibis* 142: 351-358.
- Frescino, T., Edwards, T. C. & Moisen, G. G. 2001. Modelling spatially explicit forest attributes using generalized additive models. *J. Vegetation Sci.* 12: 15-26.
- Fuller, R.J., Gregory, R. D., Gibbons, D. W., Marchant, J. H., Wilson, J. D., Bailie, S. R. & Carter, N. 1995. Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation biology* 9: 1425-1441
- Glenz, C., Massolo, A., Kuonen, D. & Schlaepfer, R. 2001. A wolf habitat suitability prediction study in Valais (Switzerland). *Landscape and Urban Planning* 55: 55-65.

- Griffiths, G. H., Smith, J. M., Veitch, N. & Aspinall, R. 1993. The ecological interpretation of satellite imagery with special reference to bird habitats. En: Haines-Young, R., Green, D. R. & Cousins, S. H. (eds.). *Landscape Ecology and GIS*: 255-272. Taylor & Francis London. Nueva York.
- Goodchild, M.F., Parks, B. O. & Steyaert, L. T. (eds.). 1993. *Environmental Modelling With GIS*. Oxford-University Press. Nueva York.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Guisan, A., Edwards, T. C. & Hastie, T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157: 89-100.
- Harrel, F. E., Lee, K. L. & Mark, D. B. 1996. Multivariate prognostic models: Issues in developing models, evaluating assumptions and measuring and reducing errors. *Statistics in Medicine* 15: 361-158.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Hastie, T. & Tibshirani, R. 1990. *Generalized additive models*. Chapman and Hall. Londres.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Virkkala, R. & Rainio, K. 2004. Effects of habitat cover, lanscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology* 41: 824-835.
- Heredia, B., L., Rose & M. Painter. 1996. *Globally threatened birds in Europe. Action Plans*. Council of Europe Publishing. Estrasburgo.
- Joseph, L. N., Field, S. A., Wilcox, C. & Possingham, H. P. 2006. Presence-absence versus abundance data for monitoring threatened species. *Conservation Biology* 20(6): 1679-1687.
- Keitt, T. H., Bjornstad, O. N., Dixon, P.M. & Citron-Pousty, S. 2002. Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography* 25: 616-625.
- Kollar, H. P. 2006. *Action Plan for the Great Bustard (Otis tarda) in Europe*. BirdLife International para la Comisión Europea (Descargado de <http://ec.europa.eu/environment/nature/directive/birdactionplan/otistarda.htm>)



- Lane, S.J., Alonso, J.C. & Martín, C.A. 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology* 38: 193-203.
- Legendre, P. & Fortin, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74(6): 1659-1673.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier. Amsterdam.
- Legendre, P., Dale, M. R. T., Fortin, M. J., Gurevitch, J., Hohn, M. & Myers, D. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* 25: 601-615.
- Lewis, O. T. 2006. Climate change, species-area curves and the extinction crisis *Phil. Trans. R. Soc. B* 361: 163-171.
- McCullagh, P. and Nelder, J. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall. Londres.
- MacNally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between - and reconciliation of - "predictive" and "explanatory" models. *Biodiversity and Conservation* 9: 655-671.
- Martín, C. A. 2001. *Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A., Alonso, J. A., Alonso, J. A., Pitra, C. & Lieckfeldt, D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 119-125.
- Mather, P.M. 1999. *Computer processing of remotely sensed images*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Moran, P. 1950. Notes on Continuous Stochastic Phenomena. *Biometrika* 37 (1-2): 17-23.
- Moreira, F. 2004. Distribution patterns and conservation status of four bustard species (Family Otidae) in a montane grassland of South Africa. *Biological Conservation* 118: 91-100.

- Miller, J. & Franklin, J. 2002. Modeling the distribution of tour vegetation alliances using generalizad linear models and classification trees with spatial dependence. *Ecological Modelling* 157: 227-247
- Nagelkerke, N. J. D. 1991. A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* 78 (3): 691-692.
- Newton, I. 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146: 579-600.
- Osborne, P. E., Alonso, J. C. & Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use by great bustards in central Spain using GIS and remote sensing. *Journal of Applied Ecology* 38: 458-471.
- Osborne, P. E. 2005. Using GIS, remote sensing and modern statistics to study steppe birds at large spatial scales: a short review essay. En: Bota, G., Morales, M.B., Mañosa, S. & Camprodón, J. (eds.). *Ecology and conservation of steppe-land birds*. Lynx Ediciones & Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Barcelona.
- Olivier, F. & Wotherspoon, S. J. 2005. GIS-based application of resource selection functions to the prediction of snow petrel distribution and abundance in East Antarctica: Comparing models at multiple scales. *Ecological Modelling* 189: 105-129.
- Opdam, P. & Wiens, J. A. 2002. Fragmentation, habitat loss and landscape management. En: Norris, K. & D. J. Pain, D. J. (eds.). *Conserving Bird Biodiversity. General Principles and Their Application*: 202-223. Cambridge University Press. Cambridge.
- Ormerod, S. J. & Watkinson, A. R. 2000. Editor's introduction: birds and agriculture. *Journal of Applied Ecology* 37: 699-705.
- Pain, D.J. & Pienkowski, M.W. 1997. Farming and birds in Europe. Academic Press. Londres.
- Palacín, C. 2007. *Comportamiento migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Pearce, J. & Ferrier, S. 2001. The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: a case study. *Biological Conservation* 98: 33-43



- Pellegrini, Gerald. 1995. *Terrain shape classification of digital elevation models using eigenvectors and Fourier transforms*. Tesis doctoral, College of Environmental Science and Forestry, State University of New York, Syracuse. Nueva York.
- Pimm, S. L. & Raven, P. 2000. Biodiversity-extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845.
- Pimm, S. L. [et al.] 2001. Can we defy nature's end ? *Science* 293: 2207-2208.
- Pinker, R. T. 1990. Satellites and Our Understanding of the Surface Energy Balance: Paleogeography, Paleoclimatology and Paleoecology. *Global and Planetary Change* Section 82: 321-342.
- Rykiel, E. J. J. 1996. Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling* 90:229-244.
- Rushton, S. P., Ormenrod, S. J. & Kerby, G. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* 41: 103-200.
- Siriwardena, G. M., Crack, H. Q. P., Baillie, S. R. & Wilson, J. D. 2000. Agricultural land-use and the spatial distribution of granivorous lowland farmland birds. *Ecography* 23: 702-719.
- Sawada, M. 1999. ROOKCASE: An Excel 97/2000 Visual Basic (VB) Add-in for Exploring Global and Local Spatial Autocorrelation. Bulletin of the Ecological Society of America 80(4):231-234 (http://www.uottawa.ca/acadeic/arts/geographie/lpcweb/newlook/members/old_members/sawada.htm).
- Seoane, J., Justribó, J.H., García, F., Retamar, J., Rabadán & Atienza, J. C. 2006. Habitat-suitability modelling to assess the effects of land-use changes on Dupont's Lara Chersophilus duponti: A case study in the Layna Important Bird Area. *Biological Conservation* 128: 241-252.
- Shadt, S., Revilla, E., Wiegand, T., Knauer, F., Kaczensky, P. Breitenmoser, U., Bufka, L., Cervený, J., Koubek, P., Huber, T., Stanisa, C. & Trepl, L. 2002. Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* 39: 189-203
- Suárez-Seoane, S., Osborne, P. E. & Alonso, J. C. 2002. Large-scale habitat selection by agricultural steppe birds in Spain: identifying species-habitat responses using generalized additive models. *Journal of Applied Ecology* 39: 755-771.

- Suárez-Seonae, S., Osborne, P. E. & Rosema, A. 2004. Can climate data from METEOSAT improve wildlife distribution models? *Ecography* 27: 629-636
- Valone, T.J. & Templeton, J. J. 2002. Public information for resource assessment: a widespread benefit of sociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 357 (1427): 1549-1557.
- Van Dorp, D. & Opdam, P. F. M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* 1: 59-73.
- Vernier, P. R., Schmiegelow, F. K. & Cumming, S. G. 2001. Modeling Bird Abundance from Forest Inventory Data in the Boreal Mixed-wood Forests of Canada. En: Scott, P. J., Morrison, M., Raphael, M., Haufler, J. & Wall, B. (eds.). *Predicting Species Occurrences: Issues of Scale and Accuracy*: 271-280. Island Press. Covello.
- Verbyla, D.L. & Litvaitis, J.A., 1989. Resampling methods for evaluating class accuracy of wildlife habitat models. *Environmental Management* 13: 783-787.
- Villalta y Perdomo, C.J. 2005. Cómo enseñar autocorrelación espacial. *Economía, Sociedad y Territorio* 18: 323-333.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Wolff, A., Paul, J. P., Martin, J. L. & Bretagnolle, V. 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the little bustard. *Journal of Applied Ecology*, 38: 963-975.



Capítulo 7

Análisis de viabilidad de la metapoblación de avutardas de la Comunidad de Madrid con RAMAS-GIS. Un modelo espacialmente explícito

INTRODUCCIÓN

Los modelos de simulación pueden utilizarse para reproducir sistemas complejos, permitiendo manipulaciones del sistema artificial creado que resultarían imposibles, demasiado costosas, o que simplemente no serían éticas en los sistemas naturales. Con la simulación se busca representar formalmente aspectos relevantes del sistema real que está siendo investigado, de manera que al capturar e imitar el mundo real, los modelos se convierten en sistemas experimentales con los que se pueden contrastar diversas hipótesis sobre el funcionamiento del sistema (Peck 2004).

Los modelos demográficos estocásticos se han convertido en una herramienta importante y cada vez más usada en la evaluación del grado de amenaza que presentan las poblaciones naturales, así como de los posibles efectos de acciones de manejo (Inchausti & Bretagnolle 2005), y también para entender las dinámicas espaciales y estocásticas de los sistemas ecológicos (Peck 2004). Estos modelos permiten explorar los efectos de factores que pueden conducir a la extinción de las poblaciones, entre ellos la estocasticidad demográfica y ambiental, las catástrofes, la depresión por endogamia y la denso-dependencia (revisiones en Beissinger & McCullough 2002, Morris & Doak 2002).

Los Análisis de Viabilidad de Poblaciones (PVA, de acuerdo con sus siglas en inglés) son una herramienta de modelación que usa datos demográficos (tasas de supervivencia y reproductivas), y sus relaciones con factores ambientales, para proyectar los tamaños de población en el tiempo (Gilpin & Soulé 1986, Shaffer 1990, Boyce 1992, Burgman *et al.* 1993, Lacy 1993, Reed 1999, Akçakaya & Sgögren-Gulve 2000). Comparados con otras alternativas para la toma de decisiones referentes a la conservación, los PVA proporcionan una metodología rigurosa, ya que pueden ser replicados por distintos modeladores, sus asunciones son explícitas y sus resultados pueden ser validados (Akçakaya 2005). Los PVA son más útiles cuando el nivel de detalle empleado es consistente con los datos disponibles y cuando se centran

en los resultados relativos (es decir, comparativos) más que en los absolutos (Lindenmayer & Possingham 1994,1996, Lindenmayer *et al.* 2000, Akçakaya & Sgögren-Gulve 2000, Brook *et al.* 2002, Akçakaya 2005), porque las predicciones absolutas están sometidas a un grado considerable de incertidumbre (Taylor 1995, McCarthy *et al.* 1996, Ludwig 1996). Por esta razón, aunque los PVA se desarrollaron originariamente para estimar el riesgo de extinción de las poblaciones (Shaffer 1981), determinar qué estrategias de gestión resultan más apropiadas es a menudo una función más útil de estos modelos (Possingham *et al.* 1993, Akçakaya & Raphael 1998).

Existen diversos programas para la elaboración de modelos de PVA, incluyendo modelos basados en individuos ("individual-based models") como GAPPS (Harris *et al.* 1986) y VORTEX (Lacy *et al.* 1993), y modelos matriciales ("matrix-based models") como INMAT (Mills & Smouse 1994), RAMAS (Akçakaya & Atwood 1997) o ALEX (Possingham & Davis 1995). Aunque cada uno fue diseñado con objetivos ligeramente diferentes (Lindenmayer 1995) estos programas de simulación proporcionan una herramienta adecuada para la construcción de modelos predictivos basados en datos sobre los ciclos vitales de las especies, los factores determinísticos y los procesos estocásticos que, conjuntamente, controlan las dinámicas de las poblaciones naturales (Gilpin & Soulé 1986). Además de estos programas genéricos, existe la posibilidad de desarrollar modelos particulares para una especie determinada (e. g. Wiegand *et al.* 1998). Pero el desarrollo de modelos específicos es caro, y consume mucho tiempo. Además, raramente se utilizan en más de un estudio o un conjunto de datos (Kohlmann *et al.* 2005). Sin embargo, los PVA genéricos han sido utilizados previamente por numerosos investigadores (Brook *et al.* 1997), y al estar en constante desarrollo no presentan prácticamente errores, lo que evita la aparición de posibles inconsistencias entre los parámetros de entrada que podrían alterar el resultado del análisis (Lindenmayer *et al.* 1995). Por otra parte, estos programas proporcionan modelos válidos y suficientemente precisos para la predicción de las dinámicas de las poblaciones y el manejo de las especies amenazadas (Brook *et al.* 2000), siempre y cuando los modelos sean lo suficientemente detallados y los datos con los que se estiman los parámetros adecuados. Estos datos deben proceder de una serie larga, que refleje la variación temporal que tiene lugar en las tasas vitales. La media y variación en dichas tasas vitales en el futuro que se desea predecir debe ser similar a la registrada durante el período del que proceden los datos (Coulson *et al.* 2001).

En este capítulo desarrollaremos un modelo espacialmente explícito (Dunning *et al.* 1995, Turner *et al.* 1995) con el que explorar la dinámica de las poblaciones reproductoras de avutarda de la Comunidad de Madrid y áreas adyacentes. Se simularán las poblaciones en época reproductora (Mathews & McDonald 2001), ya que la avutarda presenta movimientos estacionales



(Palacín 2007) y es en esta época en la que se registran los efectivos máximos para la especie en el área de estudio (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003, capítulo 4 de la presente Memoria). Para ello, se integrará la información demográfica elaborada en los capítulos 4 y 5 de la presente Memoria (productividades, tamaños de población en primavera, tasas de crecimiento poblacional, de dispersión y supervivencia, sincronía entre poblaciones) con la información acerca de la estructura espacial de la metapoblación derivada del modelo desarrollado en el anterior capítulo 6. Se eligió RAMAS GIS (Akçakaya 2005) de entre los programas disponibles para la elaboración de estos modelos por combinar los Sistemas de Información Geográfica (SIG) con los PVA, integrando los datos sobre la estructura espacial de las poblaciones con datos demográficos de la misma (Akçakaya & Atwood 1997, Akçakaya *et al.* 1998, Akçakaya *et al.* 2004a). Al tratarse de un modelo de metapoblaciones matricial, se simulará la dinámica de las poblaciones que habitan los parches de hábitat, a diferencia de los modelos basados en individuos que simulan el comportamiento individual de cada ejemplar. Este programa se ha utilizado tanto para simular especies de aves como en otros muchos taxones (Akçakaya *et al.* 2004b).

Con el PVA elaborado, mediante diferentes escenarios, se evaluó la importancia relativa de las distintas tasas vitales incluidas en el modelo y se exploró la influencia en la persistencia futura de las poblaciones de diferentes factores de origen humano: la pérdida de hábitat y dos causas no naturales de mortalidad, la colisión contra tendido y la caza. También se estableció un escenario hipotético de colonización de los parches actualmente desocupados (ver capítulo 6) bajo diferentes condiciones de fragmentación del hábitat adecuado. Los escenarios explorados pretenden ser una guía para el manejo futuro de estas poblaciones, que se discutirá en el capítulo 9 de esta Memoria.

MÉTODOLOGÍA

Se elaboró un modelo de metapoblación matricial, estocástico y espacialmente explícito para las poblaciones reproductoras de avutarda del área de estudio (ver capítulo 4 de esta Memoria).

Estructura espacial de la metapoblación

El número, tamaño, localización espacial y la distancia entre parches de hábitat se delimitó a partir del modelo predictivo de hábitat descrito en el capítulo anterior (capítulo 6), aplicando el módulo “Spatial Data” de RAMAS GIS. En este programa, el nexo de unión entre el modelo de hábitat y el modelo de la población se establece mediante dos parámetros: 1) valor umbral de

idoneidad del hábitat (“threshold habitat suitability”), que es el valor por debajo del cual el hábitat no es adecuado para la reproducción y/o la supervivencia (Akçakaya & Atwood 1997, Akçakaya & Raphael 1998); y 2) distancia de vecindad (“neighborhood distance”), que sirve para identificar las celdas (píxeles) contiguas que pertenecen al mismo parche (Akçakaya 2005). Estos parámetros se aplican a un algoritmo para la identificación de los parches dentro del mapa de hábitat, de manera que los píxeles se engloban en grupos de celdas cercanas (dentro de la distancia de vecindad) que tienen un valor de idoneidad del hábitat igual o superior al valor umbral antes definido, y que constituirán los parches de hábitat del modelo. En nuestro caso, se asumió que la densidad por km² (que son las unidades en las que está el mapa de idoneidad del hábitat, ver capítulo 6) mínima necesaria para la reproducción era de 10 (valor umbral), ya que la densidad de avutardas en el *lek* más pequeño del que se tiene constancia en nuestro área de estudio (Cobeña, ver capítulo 4) está entorno a este valor. Como valor de vecindad se eligió 4 km, que es la distancia máxima que separa un área con presencia de hembras en primavera pero en la que los machos están ausentes del *lek* más cercano (zona de El Grullero y *lek* de Talamanca-Valdetorres, ver capítulo 4).

El modelo básico

Capacidades de carga y tamaños iniciales de población

El programa RAMAS (Módulo “Spatial Data”) permite, haciendo uso de los parches delimitados previamente, calcular la capacidad de carga como la suma del valor del hábitat (densidad por km² en nuestro caso particular) de todas las celdas que integran un parche. Para determinar si el crecimiento de la población podría verse limitado por las propias tasas vitales registradas en las poblaciones de estudio, incluso aunque la calidad del hábitat permitiera un crecimiento superior, en el modelo básico se trató de no imponer unas restricciones muy elevadas en cuanto a la capacidad de los parches de albergar individuos, pero fijando unos límites que impidieran el crecimiento ilimitado de las poblaciones. Por esta razón, se estableció que la capacidad de carga total de cada parche fuera tres veces superior a la suma del valor del hábitat de cada parche, pero generando un límite inferior de 150 y uno superior de 1500, de forma que ninguna población presentara una capacidad de carga por debajo o por encima de dichos límites, respectivamente. Para ello se empleó la función siguiente:

$$ins(th_s, 50, 500) * 3$$

en la que *ins* es la función “inside” según la cuál *th_s*, que es el valor total de hábitat, está limitado por los valores 50 y 500 (Akçakaya 2005).



Como durante el período de estudio no se ha registrado la colonización de ningún hábitat previamente desocupado, en este modelo básico se mantendrán las capacidades de carga de los parches actualmente vacíos a cero, para evitar que sean colonizados.

Como tamaño inicial de población se tomaron los valores registrados durante el censo de primavera de 1998 aunque en modelos posteriores, y con el fin de conseguir una validación del modelo (ver el apartado de *Validación*), se partirá de la población observada en 1988. El tamaño inicial de los parches vacíos también fue cero.

Estructura de sexos y edades

Construimos un modelo (en el Módulo “Metapopulation Model” de RAMAS-GIS) con estructuras de sexo y edad para el período reproductor (previo al nacimiento de las crías) que consideraba machos y hembras en clases separadas. Los machos se separaron de las hembras (Inchausti & Bretagnolle 2005) porque se establecieron tasas de dispersión diferentes para ambos sexos y, además, porque hay una proporción de sexos sesgada en nuestras poblaciones. Se incluyó también en el modelo el sistema poligínico de la avutarda, en el que unos pocos machos se reproducen con casi la totalidad de las hembras (Magaña 2007), de manera que el número de parejas que podía presentar un macho se seleccionó en RAMAS como ilimitado. Este modelo básico incluyó siete clases de edad para cada sexo, considerándose la edad de primera reproducción a los cuatro años, tanto para hembras como para machos. Aunque las hembras inician su primer intento reproductor a una edad más temprana que los machos (Magaña 2007), las productividades empleadas para calcular la fecundidad en nuestro modelo se midieron en el mes de septiembre, cuando los pollos han cumplido ya 3-4 meses de edad y se ha producido el período de mortalidad más elevada (Martín *et al.* 2007, capítulo 5 de la presente Memoria). Si consideramos como primera reproducción la primera vez que una hembra consigue criar un pollo que sobreviva hasta este mes, la edad media de primera reproducción con éxito para las hembras, de acuerdo con nuestra muestra de marcados, se sitúa entorno a los cuatro años de edad. Debido a la imposibilidad de conocer la proporción de hembras sexualmente maduras existente en la metapoblación, y a que las medidas de productividad estimadas a partir de los censos en septiembre deben de considerarse relativas (ver capítulo 4), se incluyó en el modelo una fecundidad tal, que proporcionara una tasa de crecimiento metapoblacional media similar a la observada en la metapoblación (capítulo 4) excluyendo del valor medio las medidas de 1997, que se consideraron como una “catástrofe” (ver más adelante). Para el cálculo de esta fecundidad se respetó la proporción existente en el reclutamiento de ambos sexos (la fecundidad es mayor en el caso de los pollos hembra que de los macho). Trabajos previos en

otras poblaciones (Morales *et al.* 2002) demuestran que la productividad en las hembras mayores de 6 años duplica a la que presentan hembras más jóvenes, posiblemente fruto de la adquisición de experiencia en la cría por parte de las hembras de más edad. Por esta razón se simularon dos clases de edad más por encima de la edad de madurez reproductora (4 años), para poder incluir este incremento en la productividad, así como el descenso observado en la tasa de supervivencia adulta (ver capítulo 5 en esta Memoria). Por otra parte, y aunque las diferencias no resultaron ser estadísticamente significativas, en el capítulo 4 se apreciaba que las productividades eran poblacionalmente diferenciales. Basándonos en los datos relativos de productividad en septiembre, se modificó la tasa original general, calculada previamente, multiplicándola por un coeficiente que diera diferente peso a la fecundidad en las distintas poblaciones. En el caso de los parches vacíos, para los que se desconoce su fecundidad relativa, este coeficiente se mantuvo en un valor de uno. Para la población de *Aranjuez*, debido a la corta serie temporal disponible, se asumieron valores similares a los observados en *Fuentidueña*. De acuerdo con los resultados de los modelos elaborados en el capítulo 5 de esta Memoria, se consideró que no existían diferencias en las supervivencias en distintas poblaciones locales. La matriz final utilizada, aplicando las tasas calculadas en capítulos anteriores, puede consultarse en la Tabla 7.2. y los coeficientes utilizados para calcular las fecundidades diferenciales en la Tabla 7.1.

De acuerdo con los resultados obtenidos en el capítulo 5, se asumió que no existía correlación entre la supervivencia y las fecundidades, ya que no se detectó relación entre la supervivencia durante el primer año de vida y la supervivencia adulta.

Tabla 7.1. Coeficientes diferenciales para la fecundidad relativa de las distintas poblaciones locales.

<i>Parche</i>	<i>Coeficiente</i>
Valdetorres-Camarma	0,69
Campo Real	0,7
Pinto-Torrejón	1,15
Estremera	0,92
Fuentidueña	1,5
Aranjuez	1,5



Tabla 7.2. Matriz de etapas (“stages”), incluyendo siete etapas para machos y un número equivalente para hembras. La primera fila para cada sexo indica las fecundidades, el resto de filas hacen referencia a las tasas de supervivencia (Akçakaya & Atwood 1997).

		<i>Hembras</i>							<i>Machos</i>						
		0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	+6	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	+6
<i>Hembras</i>	0-1	0	0	0	0	0,26	0,26	0,52	0	0	0	0	0	0	0
	1-2	0,51	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-3	0	0,90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-4	0	0	0,88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4-5	0	0	0	0,88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5-6	0	0	0	0	0,88	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	+6	0	0	0	0	0	0,88	0,87	0	0	0	0	0	0	0
<i>Machos</i>	0-1	0	0	0	0	0,17	0,17	0,34	0	0	0	0	0	0	0
	1-2	0	0	0	0	0	0	0	0,45	0	0	0	0	0	0
	2-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0,88	0	0	0	0	0
	3-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,85	0	0	0	0
	4-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,85	0	0	0
	5-6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,85	0	0
	+6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,85	0,73

Variabilidad interanual en las tasas vitales

La matriz de las desviaciones estándar se basó en la variabilidad detectada a lo largo de la serie anual disponible (excluyendo el año 1997, que se ha considerado como un extremo de la variabilidad y se ha incluido en forma de “catástrofe”). En el caso de las fecundidades, que se derivaron a partir del valor medio de la tasa de crecimiento metapoblacional (ver párrafo anterior), las desviaciones estándar se calcularon basándonos en el coeficiente de variación medido para las productividades anuales relativas (capítulo 4), calculando dicho coeficiente de variación de forma proporcional al nuevo valor medio de fecundidad estimado a partir de la tasa de crecimiento metapoblacional. Aunque debido a la metodología empleada las desviaciones estimadas en las tasas de supervivencia sólo incluían la varianza del proceso (habiéndose extraído la varianza del error, ver capítulo 5), para la fecundidad se estimó cuál era la variabilidad debida a la estocasticidad demográfica, para así poder suprimirla de la variabilidad total y considerar solamente la varianza ambiental (Burgman & Possingham 2000). La variabilidad presente en las tasas vitales puede clasificarse, de acuerdo con Shaffer (1981), en estocasticidad demográfica, estocasticidad ambiental, catástrofes naturales y estocasticidad genética. Mientras que la estocasticidad ambiental es la fluctuación anual en las probabilidades de nacimientos y muertes como consecuencia de fluctuaciones

aleatorias en el ambiente, y por tanto es la variabilidad de interés en el proceso de modelación, la estocasticidad demográfica constituye la variación aleatoria en el tamaño de la población como consecuencia de variaciones por azar en las tasas de nacimiento y de supervivencia, incluso aunque las probabilidades de nacimiento o mortalidad permanezcan constantes a lo largo del tiempo. Esta variabilidad, que afecta sobre todo a las poblaciones pequeñas (inferiores a 50 o 100 individuos; Goodman 1987) debe ser eliminada de la varianza total (Miller & Lacy 2003). Una vez que la varianza demográfica se ha eliminado, la varianza ambiental reflejará las fluctuaciones en las tasas vitales de forma precisa. Para calcular la variabilidad debida a la estocasticidad demográfica se siguió la metodología propuesta por Akçakaya (2002). En el caso de las fecundidades que no están comprendidas entre 0 y 1, la varianza debida a la estocasticidad demográfica está basada en la varianza de una distribución de Poisson. Si el número de crías sigue una distribución de Poisson su varianza será igual a la media. De este modo, se puede calcular una media ponderada de la varianza demográfica tal y como indica la ecuación siguiente:

$$\frac{\sum_{t=1}^Y f_t}{\sum_{t=1}^Y N_t}$$

donde f_t es la fecundidad en un año dado, y N_t el número de hembras en el paso t . Este cálculo ponderado es útil en el caso de que las variaciones en el tamaño muestral puedan provenir de variaciones en el esfuerzo de muestreo.

Una vez calculada, dicha estocasticidad demográfica resultó ser despreciable (constituyendo menos del 1% de la varianza total en todas las poblaciones, a excepción de *Estremera* y *Fuentidueña*, en las que alcanzó un 2 y un 5%, respectivamente), por lo que no se consideró en los análisis. Cuando el tamaño muestral es suficientemente grande, la estocasticidad demográfica, que a diferencia de la variabilidad ambiental depende del tamaño de la población, es insignificante, de manera que puede asumirse que el total de la variación observada se debe a la variabilidad ambiental. La matriz de desviaciones estándar que se aplicó en los análisis aparece en la Tabla 7.3.



Tabla 7.3. Matriz de desviaciones estándar, incluyendo siete etapas para machos y un número equivalente para hembras. La primera fila para cada sexo indica las fecundidades, el resto de filas hacen referencia a las tasas de supervivencia (Akçakaya & Atwood 1997).

		<i>Hembras</i>							<i>Machos</i>						
		0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	+6	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	+6
<i>Hembras</i>	0-1	0	0	0	0	0,16	0,16	0,27	0	0	0	0	0	0	0
	1-2	0,36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-3	0	0,18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-4	0	0	0,17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4-5	0	0	0	0,17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5-6	0	0	0	0	0,17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	+6	0	0	0	0	0	0,17	0,10	0	0	0	0	0	0	0
<i>Machos</i>	0-1	0	0	0	0	0,10	0,10	0,17	0	0	0	0	0	0	0
	1-2	0	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0	0	0	0	0
	2-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0,21	0	0	0	0	0
	3-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0
	4-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0
	5-6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0
	+6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0,15

No obstante, sí que se incluyó la estocasticidad demográfica en las proyecciones, ante la posibilidad de que en algún momento de la simulación se alcanzaran valores lo suficientemente pequeños de población como para que ésta resultara ser determinante en los resultados. La estocasticidad demográfica se modela en RAMAS muestreando el número de pollos producidos y el número de supervivientes en cada clase a partir de distribuciones Poisson y binomial, respectivamente, en cada año de la simulación. La estocasticidad demográfica en la dispersión también se modela mediante una distribución binomial (Akçakaya 1991, Akçakaya 2005). Por otra parte, la estocasticidad ambiental se modeló derivando los valores de las tasas de supervivencia y fecundidad de distribuciones “Log-normal” aleatorias, con medias tomadas de la matriz de transiciones y desviaciones estándar procedentes de la matriz de la Tabla 7.3. Es recomendable utilizar esta distribución “Log-normal” para modelar la estocasticidad ambiental porque cuando la supervivencia y/o la fecundidad media están cercanas a 0 o a 1, se evita el sesgo en las tasas medias que se induciría si se utilizara la distribución normal y se truncaran los valores biológicamente imposibles de las tasas demográficas (como una fecundidad negativa o valores de supervivencia superiores a 1) (Akçakaya & Atwood 1997, Akçakaya 2005).

Las “catástrofes” constituyen un extremo de la variabilidad ambiental que sólo tiene lugar de forma rara y periódica, y que, por razones conceptuales y metodológicas, debe analizarse separada de las fluctuaciones anuales más típicas. Para considerar la existencia de una catástrofe pueden examinarse las tasas demográficas a lo largo de varios años, y si dichas tasas presentan al menos dos desviaciones estándar del valor medio, puede considerarse que se ha producido una catástrofe (Miller & Lacy 2003). El año de excelente productividad que fue 1997 se simuló en forma de una “catástrofe” que presentaba una periodicidad de una década en todas las poblaciones, y que suponía un incremento de 4,2 veces las fecundidades de la matriz original.

En este capítulo no consideraremos la estocasticidad genética, porque aunque RAMAS permite incorporar la depresión por endogamia, no lo hace de una forma satisfactoria de acuerdo con el funcionamiento de nuestro sistema. Para considerar el grado de endogamia RAMAS requiere de un modelo que sólo incluya una población y un único sexo, el femenino. Sin embargo, nuestro modelo es metapoblacional, y los machos constituyen el sexo que se dispersa mayoritariamente en nuestro sistema.

Denso-dependencia

Se asumió una denso-dependencia de tipo limitante (“ceiling”), de manera que el modelo permite que los individuos fluctúen independientemente del tamaño de la población, de acuerdo con la matriz de transición y la matriz de desviaciones, hasta que la población alcanza el valor límite fijado, que se corresponde con la capacidad de carga del sistema. Una vez alcanzado este valor la población permanece en este nivel hasta que una nueva fluctuación la devuelve a tamaños de población inferiores al límite (Akçakaya & Atwood 1997, Akçakaya 2005).

Tasas de dispersión

Según la información procedente de individuos marcados la probabilidad de dispersión en los machos, cuando lo que se considera es una dispersión natal (Greenwood & Harvey 1982), tiene un valor medio entre poblaciones del 22%, siendo la de las hembras un 55% inferior a la detectada en el caso del sexo masculino. Sólo se consideraron como dispersantes las clases de edad de 1-2, 2-3 y 3-4 años para los dos sexos porque, una vez que los individuos se establecen como adultos en un grupo reproductor determinado, suelen acudir año tras año al mismo *lek* para reproducirse, de manera que el cambio de lugar de cría entre intentos reproductores sucesivos, dispersión reproductiva, de acuerdo con Greenwood (1980), ocurre muy raras veces en las avutardas adultas, tanto en los machos (Morales *et al.* 2000, Alonso *et al.* 2001) como en las hembras (Alonso *et al.* 2000, Magaña 2007).



La matriz de dispersión para los machos se estimó a partir de la función potencial calculada en el capítulo 4 de la presente Memoria, y se basó en las distancias entre pares de poblaciones locales. En el caso de las hembras, esta misma matriz se hizo un 55% inferior, para así simular la dispersión sexualmente diferencial. Las distancias entre parches requerida para el cálculo de la matriz de dispersión procedieron del Módulo “Spatial Data”, eligiendo la mínima distancia entre parches (“edge to edge”, es decir, desde el perímetro de una población al perímetro de la otra). Aunque las tasas de dispersión parecen ser distintas en las diferentes poblaciones (ver capítulo 4), en este modelo básico se simulaban probabilidades de dispersión idénticas para todos los parches. En los parches vacíos se fijaron tasas de emigración e inmigración nulas, para evitar su colonización.

Correlación entre poblaciones

La correlación espacial se refiere a la similitud (sincronía) de las fluctuaciones ambientales en diferentes lugares del paisaje, y en el caso de la metapoblación, de diferentes poblaciones. Esta correlación puede ser función de la distancia entre las poblaciones locales (Akçakaya 2000). Se aplicará la ecuación exponencial, calculada en el capítulo 4 de esta misma Memoria, que relaciona las tasas de productividad y la distancia entre poblaciones.

Análisis de sensibilidad

Como en los modelos de simulación la complejidad del sistema natural está reducida a unos pocos parámetros estimables, es muy importante tener en cuenta la incertidumbre a la hora de evaluar las predicciones del modelo. De este modo, una parte importante de la validación es evaluar la sensibilidad del modelo desarrollado a variaciones en las asunciones y en los parámetros de entrada. El análisis de sensibilidad es una evaluación cuantitativa de la respuesta de la población (e.g., cambio en la tasa de crecimiento de la población o del riesgo de extinción) cuando un parámetro en el modelo se ve alterado (Kohlmann *et al.* 2005). De este modo, el análisis de sensibilidad busca ordenar las variables de entrada por su influencia sobre las predicciones de un modelo.

La sensibilidad del modelo se evaluó a través de una “perturbación manual” (Beissinger 1995) y mediante regresión múltiple (Hunter *et al.* 2000), como complemento al análisis de sensibilidad (Cross & Beissinger 2001), haciendo uso del modelo básico antes descrito.

Sensibilidad de las fecundidades y supervivencias

El análisis de sensibilidad pretendió identificar aquellos parámetros de la metapoblación cuya modificación implicaba unos cambios más notorios en la trayectoria de las poblaciones, con el fin de mejorar la comprensión sobre el funcionamiento del sistema y poder elegir las estrategias de gestión más apropiadas para su conservación. Por eso se seleccionaron parámetros potencialmente manipulables a través del manejo de las poblaciones. No se incluyó la capacidad de carga en el análisis, puesto que el número máximo de individuos que el sistema puede albergar no parece haberse alcanzado todavía (ver capítulos 4 y 5 de esta Memoria).

La perturbación manual implica cambios sistemáticos en los valores de cada variable de entrada, en forma de incrementos proporcionales, dejando el resto de variables constantes. Los cambios efectuados en las tasas se realizaron tanto sobre la matriz de transiciones como en la matriz de desviaciones estándar, cuantificándose el efecto de dichos cambios proporcionales sobre la tasa de crecimiento metapoblacional (Rt , calculada tal y como se describe en el capítulo 4 de la presente Memoria). Habitualmente estos cambios en los parámetros se han hecho proporcionales al valor medio del parámetro (Kelly & Durant 2000, Schtickzelle & Baguette 2004, Inchausti & Bretagnolle 2005, Kohlmann *et al.* 2005, entre otros). Sin embargo, para conseguir una evaluación más realista del efecto de las tasas demográficas, se tuvo en cuenta que la variabilidad de todos los parámetros no era la misma (ver capítulos 4 y 5 de esta Memoria), de manera que no presentan la misma capacidad de ser manipulados. De este modo, cada tasa se modificó una cantidad proporcional al rango de variación de cada parámetro (Cross & Beissinger 2001). Se exploró así el efecto de cambios relativos en la variabilidad de las fecundidades y las supervivencias. La cantidad proporcional de cambio efectuada comprendió incrementos y decrementos de entre el 10% y el 100% de la variabilidad en cada tasa. Los cambios producidos en la tasa de crecimiento se graficaron frente al cambio proporcional de cada parámetro, con el fin de explorar la linealidad de la relación.

Para evaluar el efecto relativo que los cambios proporcionales en los parámetros de entrada tenían en las salidas del modelo, estimamos las sensibilidades proporcionales de cada variable de entrada siguiendo la metodología utilizada por Kohlmann *et al.* (2005):

$$S_{prop} = \text{valor absoluto} \left(\frac{Rt(-10\%) - Rt(+10\%)}{0,2Rt(original)} \right)$$



donde Rt (-10%) es el valor de la tasa de crecimiento metapoblacional cuando se aplica un decremento en el parámetro del 10% de la variabilidad de la tasa en cuestión; Rt (+10%) es el valor de la tasa de crecimiento cuando lo que se aplica es un incremento del 10%; y Rt (*original*) es la tasa de crecimiento que se obtiene cuando todos los parámetros del modelo presentan su valor medio original. S_{prop} es equivalente a la pendiente del cambio en la tasa de crecimiento cuando el parámetro del modelo oscila entre -10 y +10% (Kohlmann *et al.* 2005). Este S_{prop} se calculó separadamente para cambios en las fecundidades de los diferentes sexos y para cambios en las supervivencias de distintas clases de edad y sexo. También se calculó S_{prop} para cambios proporcionales al valor medio en lugar de a su variabilidad en aquellos parámetros que resultaron más sensibles, para determinar el impacto de las tasas en las salidas del modelo al margen de su rango biológico de variación.

Como análisis de sensibilidad alternativo se realizó una regresión múltiple en la que la variable dependiente fue la tasa de crecimiento metapoblacional, y las variables explicativas fueron representadas por los porcentajes de cambio en la variabilidad de los parámetros calculados previamente (Hunter *et al.* 2000). Una de las ventajas de la regresión como análisis de sensibilidad es que permite usar polinomios para considerar las relaciones no lineales (Cross & Beissinger 2001, Kohlmann *et al.* 2005). Se utilizaron todos los valores anuales simulados de tasas de crecimiento como réplicas de cada combinación de parámetros, y se incluyeron también en el análisis los correspondientes términos cuadráticos de cada variable, contando finalmente con un total de 12 variables independientes. En este tipo de análisis de sensibilidad lo habitual es utilizar una regresión logística, tomando las probabilidades de extinción como variable dependiente (McCarthy *et al.* 1995, 1996, Cross & Beissinger 2001). Sin embargo, en nuestra metapoblación los riesgos de extinción a corto y medio plazo son bajos. Por esta es la razón se eligió como variable dependiente la tasa de crecimiento en lugar del riesgo de extinción de la metapoblación. Basándonos en la metodología empleada por Hunter *et al.* (2000), se calcularon coeficientes que midieran la incertidumbre de los parámetros como una diferencia entre la tasa de crecimiento de la población estimada, sustituyendo en la ecuación de regresión los valores máximo y mínimo de cada parámetro ($\pm 100\%$ de la variabilidad), y manteniendo el resto de parámetros en su valor medio. Esta diferencia se divide por la tasa de crecimiento predicha cuando todos los parámetros presentan su valor original medio:

$$\text{Coeficiente} = \text{valor absoluto} \left(\frac{Rt(\text{max}) - Rt(\text{min})}{Rt(\text{medio})} \right)$$

Utilizando esta ecuación, se obtienen coeficientes comparables entre unos parámetros y otros que permiten incluir las posibles relaciones no lineales existentes en la regresión.

Sensibilidad de las tasas de dispersión y calibración del modelo

Todos los modelos están basados en asunciones que contienen cierto grado de incertidumbre. La calibración consiste en utilizar entradas y salidas conocidas de un modelo, que se emplean para ajustar o estimar factores para los que no hay datos disponibles, y así reducir la incertidumbre existente en el modelo (ASTM 1984). A través de la comparación entre las salidas predichas y los datos observados lo que se persigue es una minimización del error (White & Chaubey 2005).

Datos a nivel de población, como las series temporales, pueden utilizarse para la estima indirecta de los parámetros a través de la comparación de las predicciones del modelo con “patrones” observados en el sistema real (Wiegand *et al.* 1998, 2004). De acuerdo con Grimm *et al.* (1996), un “patrón” es una estructura característica, claramente identificable en la propia naturaleza o en los datos extraídos de la naturaleza. Los patrones sirven como “filtros” que permiten identificar combinaciones de parámetros que no son plausibles (Wiegand *et al.* 2003).

Aunque gracias a la muestra de individuos radiomarcados disponemos de unos datos de calidad acerca de tasas de dispersión y de su relación con la distancia, dicha muestra se encuentra sesgada, de manera que el 79% de los ejemplares (73% de las hembras y el 85% de los machos) fueron marcados en las poblaciones de *Valdetorres-Talamanca* y *Daganzo-Camarma*. Los datos poblacionales de la serie 1998-2006 analizados, sin embargo, nos muestran que existen tasas de dispersión distintas entre diferentes pares de poblaciones locales (ver capítulo 4 en esta Memoria). Por esta razón, se simularon diversas hipótesis acerca de la probabilidad de dispersión entre parches, descritas a continuación, y sus resultados se compararon con las abundancias observadas durante el período 1998-2006, con el fin de determinar qué modelo minimizaba las diferencias entre observados y predichos (Lindenmayer *et al.* 2000). Para elegir la hipótesis de probabilidad de dispersión que mejor se ajustaba a los datos reales se calculó el error entre observados y predichos, para poder elegir así el modelo que producía el error más pequeño y por tanto el más probable (Wiegand *et al.* 1998). Este error (ΔN) se calculó de la siguiente manera:

$$\Delta N = \sqrt{\frac{1}{t} \sum_{t=1}^t (N(t) - S(t))^2}$$



donde $N_{(t)}$ es la abundancia observada (años 1998-2006), y $S_{(t)}$ la proyección de los tamaños de población.

En las comparaciones entre escenarios de dispersión no se incluyó la población de Aranjuez, a pesar de formar parte del modelo básico, porque no se disponía de datos de campo para ella hasta el año 2004 (ver capítulo 4).

- Escenarios de dispersión

Se evaluó la sensibilidad del modelo a distintas tasas de dispersión. Para ello se partió de nuevo del modelo básico, que incluía los valores medios de probabilidades de dispersión obtenidos de individuos radiomarcados, y en el que la proporción de dispersantes cada año se calculaba en función de la distancia que separa las poblaciones locales. Se asumió que la probabilidad de dispersión estimada a partir de datos radiotelemétricos para las poblaciones de *Valdetorres* y *Daganzo-Camarma* era adecuada (22% de probabilidad de dispersión para el sexo masculino y una reducción del 55% en esa probabilidad en el caso de las hembras). Esta probabilidad se consideró mínima en el caso del resto de poblaciones del sistema, de acuerdo con la información derivada del capítulo 4. De este modo, se eligieron dos tasas más, media (44%) y máxima (88%) que doblan y cuadruplican, respectivamente, las tasas iniciales en esas poblaciones.

La hipótesis de la atracción coespecífica predice una mayor probabilidad de dispersión hacia poblaciones con densidades de coespecíficos más elevadas (Martín *et al.* 2007). De este modo, se generaron tres escenarios adicionales más, que combinaban las tasas de dispersión antes descritas (basadas en una función potencial inversa de la distancia) con una dispersión proporcional al tamaño inicial de las poblaciones simuladas. Finalmente, se generó un último escenario en el que se anuló la probabilidad de dispersión entre todos los pares de poblaciones.

Otros escenarios

Además se desarrollaron una serie de modelos que representaban diversas hipótesis acerca del funcionamiento del sistema, para evaluar así los riesgos relativos de declive de la metapoblación en el futuro.

Efectos de Allee

Los efectos de Allee (Allee *et al.* 1949) pueden producir una reducción en las tasas vitales en especies gregarias cuando los tamaños de población son muy pequeños, como consecuencia de una disminución en la densidad necesaria para que los procesos de reproducción o de alimentación tengan lugar de forma adecuada (Amarasekare 1998, Courchamp *et al.* 1999, Stephens & Sutherland 1999). Para evaluar la repercusión que tendría en la metapoblación de estudio la existencia de fenómenos de este tipo se generó un modelo que incluía dichos efectos sobre las fecundidades. No se incluyó una influencia de los efectos de Allee sobre las supervivencias porque se esperaba que las bajas densidades afectaran a la probabilidad de encontrar pareja o a la facilitación de la crianza de los pollos (*obs. pers.*), de manera que únicamente afectaran a la fecundidad pero no a las tasas de mortalidad.

Para ello se aplicó un modelo de denso-dependencia “ceiling-Allee”, en el que se fijó a un valor 10 el tamaño de población por debajo del cual la tasa vital en cuestión disminuía a menos de la mitad del valor que dicha tasa tendría en ausencia de efectos de Allee (Akçakaya 2005). Se eligió este valor por estar el número medio mínimo de individuos detectados en el *lek* más pequeño del área de estudio, *Cobeña*, en 13 individuos (años 2003 y 2005).

Factores de mortalidad de origen humano

Con el fin de evaluar el impacto que tienen sobre la persistencia futura de las poblaciones los dos factores de mortalidad artificial más importantes para la especie en el área de estudio (capítulo 5 de esta Memoria) se extrajo de las tasas de supervivencia, en la matriz de transiciones, el valor correspondiente a la mortalidad por colisión contra tendido y el producido por la caza furtiva. Se exploró además, la importancia diferencial sobre la supervivencia de adultos y jóvenes de ambas causas de mortalidad.

Por otra parte, también se simuló una caza legal mediante la extracción anual de un 5% de las hembras presentes en la población a partir del año 2006 (año 20 de simulación), y de un 50% de machos de las clases de edad superiores (entre 5 y más de 6 años) que representan, de acuerdo con los tamaños actuales de población, unos 50 individuos de uno y otro sexo.



Colonización de parches vacíos con hábitat adecuado

La avutarda en el área de estudio se ha mostrado extremadamente filopátrica y refractaria a la colonización de nuevas áreas, aparentemente, debido a un marcado efecto de atracción coespecífica (Alonso *et al.* 2004, capítulo 4 en esta Memoria) que se observa en algunas especies gregarias (Reed & Dobson 1993). Sin embargo, es esperable que, a medida que las poblaciones vayan creciendo y el hábitat se vaya fragmentando cada vez más, las densidades de aves comiencen a ser limitantes cuando se aproximen a la capacidad de carga (Ahlering & Faaborg 2006). En este momento debería producirse la colonización de parches cercanos con hábitat adecuado que en la actualidad están vacíos (ver Figura 7.1). Primeramente, simularemos la situación metapoblacional actual, en la que la dispersión de individuos hacia los parches identificados como adecuados, a pesar de estar desocupados (Loeches, Moraleja, Colmenar de Oreja, Aranjuez 2), es nula, hasta conseguir un equilibrio poblacional. A partir de ese momento, se aplicará una nueva matriz de dispersiones, basada en las áreas de cada parche (relación directamente proporcional) y en las distancias que las separan (relación inversa potencial), que incluya a todos los parches identificados en el modelo de hábitat (actualmente ocupados o no). Se asume que la atracción coespecífica dejará de tener importancia a partir de este momento, porque se habrá alcanzado una situación de saturación de las poblaciones existentes, y las decisiones de dispersión de los individuos se basarán en buscar los hábitats de mayor calidad (con una mayor capacidad de carga). De este modo, se explorará un posible proceso de colonización de las áreas desocupadas en la actualidad.

Pérdida de poblaciones

Como ya se detalló en el capítulo 4, algunas de las poblaciones existentes en el área de estudio han sufrido la destrucción de parte de su hábitat, o lo sufrirán en el futuro, con motivo del desarrollo de diversas infraestructuras humanas o a consecuencia de cambios en los usos del suelo. Amenazas futuras son un nuevo aeropuerto proyectado (*Campo Real*), un recinto penitenciario en construcción (*Fuentidueña*) y nuevas carreteras y urbanizaciones (*Pinto-Torrejón*). Para tratar de evaluar la importancia de cada una de estas poblaciones, que se enfrentan a un riesgo de desaparición más probable, y para poder medir el impacto que se derivaría de su pérdida, se suprimieron uno a uno sus parches correspondientes a partir del año 20 de simulación. Para ello se hicieron nulas sus capacidades de carga a partir de este año, y se “trasladó” todos los individuos de la población a las poblaciones de alrededor (siguiendo las probabilidades marcadas por la matriz de dispersión) para observar así la evolución de la metapoblación en ausencia de estas poblaciones.

Pérdida de hábitat y colonización

Como comentábamos previamente, la avutarda sufre la pérdida de su hábitat a consecuencia de la acción humana sobre el medio. De acuerdo con la información proporcionada por el CORINE de 1990 y de 2000, de las aproximadamente 69.000ha que han sufrido cambios en los usos del suelo en nuestra área de estudio durante esa década, un 56% del cambio en dicha superficie se debe a incrementos en el suelo urbano (incluyendo en esta categoría también carreteras y tejido industrial). La superficie de cultivos de secano perdida durante este tiempo ha sido de 40.800ha, un 57% de las cuales se han convertido en suelo urbano, y el 28 y el 15% restante, han sido abandonadas o han pasado a ser cultivos de regadío, respectivamente. De esta información se deriva que la transformación hacia suelo urbano supone la principal amenaza para las zonas agrícolas de secano, que representan el hábitat ocupado por la avutarda en el área de estudio (Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001, capítulo 6 de la presente Memoria).

Para simular la pérdida futura de la superficie dedicada al cultivo de secano debido al desarrollo urbano se utilizaron cadenas de Markov. Por medio de cadenas de Markov se puede estimar la tendencia de cambio de un sistema a partir de los estados iniciales. Por lo tanto, si en la zona de estudio sabemos el modo en el que se cambia de un uso del suelo a otro en el tiempo, se puede llegar a conocer cómo podría estar formado el paisaje en un futuro próximo (Li 1995). El principio que siguen estas cadenas es que, a partir de un presente conocido, el futuro es dependiente del pasado, de manera que las condiciones futuras dependen del estado inicial y de las probabilidades de cambio de dicho estado. Para cuantificar los cambios en los usos y coberturas del suelo en una determinada zona es necesario tomar como referencia periodos concretos, y esto se consigue por medio de mapas de usos del suelo en diferentes épocas. Nosotros utilizaremos para este fin los dos mapas CORINE para los años 1990 y 2000. El análisis se llevó a cabo utilizando el programa Idrisi (Clark Labs, Clark University, Worcester, Mass.). Sin embargo, las matrices de Markov nos indican la cantidad de superficie estimada que cambiará en un futuro, pero no qué superficie será la que cambie, es decir, los resultados obtenidos carecen de componente espacial. Idrisi permite una combinación entre la predicción de los autómatas celulares y las cadenas de Markov, que añade el componente de contigüidad espacial a las transiciones de cambio del análisis de Markov. Estos Autómatas Celulares se definen como sistemas dinámicos donde el espacio y el tiempo son discretos, y describen la evolución de un sistema espacialmente explícito en función de un conjunto de reglas de evolución de estado, que determinan el cambio de estado de cada celda en función de su propio estado y el estado de un conjunto de celdas vecinas (Von Neumann 1996).



Se eligieron unas reglas de evolución sencillas, que pudieran dar una idea aproximada del comportamiento futuro del sistema. De esta manera, se asumió que la proximidad a áreas ya urbanizadas implicaba una probabilidad más alta de transición hacia suelo urbano, y que la cercanía a zonas de vegetación natural, excluyendo zonas con altitudes superiores a 950m, suponía una probabilidad más elevada de transición hacia el cultivo de secano. Los cambios en los usos del suelo se estimaron para 10, 20, 30 y 40 años a partir del momento inicial marcado por el CORINE del año 2000, aunque no se debe olvidar que la estimación será peor cuanto mayor es la distancia temporal a representar.

Por otra parte se calcularon rectas de regresión para las densidades de población humana de cada uno de los municipios del área de estudio. En general, la correlación entre el año y la densidad humana (años 1997-2005) fue elevada (Figura 7.2) en todos los municipios (promedio de todos los términos municipales superior a 0,6), de manera que se extrapoló, a partir de la recta de regresión, cuál sería el valor de población humana existente a partir del año 2005, fijando intervalos temporales coincidentes con los establecidos para la estimación de los cambios en los usos del suelo.

Con las estimaciones de cambio en los usos de suelo y de la densidad de la población se calcularon nuevos modelos de adecuación del hábitat basados en la ecuación de regresión calculada en el capítulo 6. Estos modelos se trataron con el módulo "Spatial Data" y, posteriormente, se incluyeron en el subprograma "Habitat dynamics", ambos de RAMAS-GIS, para conseguir una serie temporal de la estructura espacial de la metapoblación. A partir de esta estructura espacial y de la calidad del hábitat estimada para cada parche, se calcularon series temporales de capacidad de carga para cada población. La capacidad de carga se midió como la suma total del hábitat adecuado en cada parche, dividido por el índice de forma ("shape index") del parche:

$$\text{Índice de forma} = \frac{0,25 * \text{perímetro}}{\sqrt{\text{área}}}$$

De este modo, se penalizan los parches con perímetro elevado en relación al área disponible. Como las estimas de hábitat son puntuales (cada diez años), se hizo variar de forma lineal la capacidad de carga registrada en el momento t hasta alcanzar la capacidad de carga estimada para el momento $t+10$.

Aplicando estas nuevas configuraciones espaciales, y sus respectivas capacidades de carga, se utilizó el resto de parámetros del modelo básico para proyectar las poblaciones. Al igual que en el escenario anterior, se impidió la colonización de los parches adecuados que actualmente permanecen vacíos.

Una vez alcanzado el equilibrio poblacional se aplicó la matriz de dispersiones, que incluía todas las poblaciones (ocupadas actualmente o no), basada en la distancia (relación potencial) y el área (relación directamente proporcional) de cada uno de los parches en el año final de la simulación. Este escenario es, por tanto, equivalente al anterior que incluía un proceso de colonización, pero aplicando una pérdida de hábitat (al menos hasta el año 2040) y unas capacidades de carga restrictivas.

Validación

La validación es una extensión del proceso de calibración. Su propósito es demostrar que el modelo es capaz de predecir el funcionamiento real del sistema para períodos o lugares diferentes de aquellos que se utilizaron en su calibración. De este modo, la validación es la comparación entre datos independientes, procedentes de observaciones de campo, y los resultados obtenidos mediante la simulación (ASTM 1984). La validación proporciona así una prueba de si el modelo sólo es adecuado para predecir un conjunto de datos determinado o si, por el contrario, es apropiado para representar al sistema (White & Chaubey 2005). El objetivo de validar el PVA es determinar la precisión con la que se modelan los procesos estocásticos (McCarthy *et al.* 2001b). El PVA es un modelo, y como tal, una descripción imperfecta de la realidad. Con la validación se evaluará la bondad de las predicciones del modelo, para identificar así sus aspectos más débiles y poder mejorar sus predicciones (McCarthy *et al.* 2001a).

En la validación de los resultados se empleó un modelo idéntico al básico, que incluía las tasas de dispersión calibradas de acuerdo con la metodología descrita en el apartado anterior, y se consideró como tamaño inicial de las poblaciones locales los ejemplares censados en la primavera de 1988. Normalmente la validación de los modelos se realiza dividiendo los datos disponibles en dos subconjuntos, de manera que la mitad de los datos se utilizan en la calibración del modelo y la otra mitad para su validación, comparando las estimas predichas por el modelo con el segundo subconjunto de datos (Brook *et al.* 2000, Kindvall 2000). Pero esto supone una gran pérdida en la calidad de los datos necesarios para parametrizar el modelo (Schtickzelle & Baguette 2004). Por eso buscamos un método de validación alternativo, que aunque permitiera mantener la independencia entre los datos utilizados en la construcción del modelo y los datos empleados en su validación, no implicara perder la información necesaria para la calibración. Por este motivo, para evaluar si el modelo calibrado era capaz de predecir correctamente la dinámica de la metapoblación más allá del rango temporal a partir del cuál se había realizado dicha calibración (1998-2006), se compararon los resultados predichos para el décimo año de la simulación con los censos primaverales del año 1998



(Lindenmayer *et al.* 2000). Como en el cálculo de las supervivencias juveniles se habían utilizado datos desde el año 1995, se recalcularon estas tasas utilizando sólo la información disponible desde el año 1998, para asegurar la independencia total de los datos utilizados en la parametrización y la serie temporal independiente (años 1988-1998) con la que se quería comparar. Aunque no existen datos completos de esa década, si el modelo refleja el comportamiento del sistema, partiendo de las condiciones iniciales conocidas para 1988, los resultados en el décimo año de la simulación deberían ser suficientemente parecidos a los registrados en el censo del año 1998. Para ponderar los errores obtenidos de acuerdo con el tamaño de cada población local, la diferencia entre observados y predichos en cada población se expresó como una proporción del número total de individuos avistado.

Por otra parte, como durante el mes de septiembre es posible distinguir los jóvenes de los adultos de ambos sexos, aunque dichos datos son sólo relativos, se utilizó como validación alternativa la comparación mediante una correlación de Pearson de los resultados de la simulación para este subconjunto de la población (hembras y machos de menos de 1 año de edad) con los observados durante el mes de septiembre de 1998 en cada una de las poblaciones, considerando cada sexo dentro de cada población como una observación independiente. Finalmente, se compararon también los resultados de las proporciones de sexos encontradas en el censo de primavera de 1998 y las predichas por el modelo.

Al igual que sucedía en la calibración no se incluyó la población de Aranjuez porque no se censó hasta el año 2004.

Proyección temporal y número de iteraciones

Todos los modelos fueron realizados mediante simulaciones de Monte Carlo (Akçakaya 2005). En el caso de los escenarios para el análisis de sensibilidad y la calibración la proyección de las poblaciones se realizó para un período de 50 años. Los períodos de simulación cortos son recomendables porque los errores se propagan cada paso de tiempo, de manera que el error global se incrementa en las proyecciones para períodos más largos (Beissinger & Westphal 1998). Además, estos cincuenta años demostraron ser suficientes para alcanzar un equilibrio demográfico de las poblaciones locales (ver los *Resultados* a continuación), y a pesar de ser un período corto para evaluar la persistencia de las especies, es una escala temporal adecuada con la que examinar diferentes medidas de gestión (Matthews & McDonald 2001). Para garantizar la validez estadística cada simulación se replicó 500 veces (Harris *et al.* 1987). Con 500 iteraciones los valores predichos de probabilidad de extinción o recuperación están limitados por un intervalo de confianza al 95% de

aproximadamente el 4% (basado en el estadístico D de Kolmogorov-Smirnov: Sokal & Rolf 1995) y, para propósitos estadísticos, un tamaño muestral de 500 representa un alto grado de replicación (Brook *et al.* 1999).

En el resto de escenarios, incluido el utilizado en la validación, el número de replicaciones se elevó hasta 1.000, con el fin de reducir la magnitud del error en las predicciones y obtener unos resultados más finos (con 1.000 réplicas las curvas de riesgo de extinción presentan intervalos de confianza al 95% de alrededor de $\pm 0,03$, de acuerdo con un test de Kolmogorov-Smirnov: Akçakaya 2005). En estos escenarios también los tamaños de población al inicio de la simulación se correspondieron con los censados en la primavera de 1988. Por esta razón, se realizaron proyecciones a 60 años, para conseguir una serie simulada de aproximadamente 50 años a partir del momento actual (año 2006). Las poblaciones se simularon durante tan solo 60 años, porque este tiempo fue suficiente para alcanzar un equilibrio en los tamaños de las diferentes poblaciones locales. La excepción la constituyen los escenarios con “colonización”, en los que el tamaño inicial de población utilizado fue el registrado al fin de esa primera simulación a 60 años (hasta alcanzar la estabilidad), y posteriormente se proyectaron los tamaños de población durante 100 años más, para conseguir reproducir el proceso de colonización hasta alcanzar de nuevo el equilibrio poblacional.

Evaluación de los resultados

El modelo calibrado a partir de las tasas de dispersión, y que parte de un tamaño de población inicial equivalente al censado en la primavera de 1988, se tomará como referencia a partir del cual comparar el resto de escenarios propuestos.

Aunque las predicciones absolutas acerca de riesgos de extinción sólo son fiables si el marco temporal para el que se hace la predicción es 5-10 veces inferior que la longitud de la serie temporal de la que se derivan los datos, de acuerdo con Fieberg & Ellner (2000), cuando lo que se busca son los riesgos relativos, puede ser posible hacer predicciones útiles hasta 100 años basadas en datos de tan sólo 10 años (McCarthy *et al.* 2001a). Por esta razón, nos centraremos fundamentalmente en comparar los resultados de persistencia entre diferentes escenarios más que en tratar de hacer predicciones absolutas acerca de los riesgos de extinción de la metapoblación. La medida del tamaño poblacional en el futuro presenta cierto grado de incertidumbre, como consecuencia de la variabilidad natural existente, incluso aunque el error en la medida no exista o aunque se conozcan exactamente las tendencias determinísticas de las poblaciones. Por eso la viabilidad de una población debe expresarse en términos de probabilidad (Akçakaya *et al.* 2000). Se utilizarán



niveles de cuasiextinción para evaluar la probabilidad de persistencia de las poblaciones. El nivel de cuasiextinción significa que una población se considera extinta una vez que alcanza o cae por debajo de dicho nivel. Este nivel es dictado por la estructura del modelo más que por una consideración de los procesos biológicos, de manera que su valor, a menudo, se fija arbitrariamente (Henle *et al.* 2004), pudiéndose definir muchos niveles de cuasiextinción diferentes para una misma población (Coulson *et al.* 2001). Como nivel de cuasiextinción fijaremos la mitad del tamaño de población inicial censado en 1988, porque en este momento el número de ejemplares era, ya de por sí, bajo, ya que la población debía haber comenzado a recuperarse de los efectos aún recientes de la caza legal, que fue prohibida en 1980. Este riesgo de cuasiextinción de la metapoblación, que servirá para comparar los resultados de diferentes escenarios, se basará en la probabilidad de que se produzca, al menos una vez durante el período simulado, un declive del 50% de la población inicial (Akçakaya 2005).

RESULTADOS

Estructura espacial de la metapoblación

Tras aplicar los valores umbral y de vecindad descritos anteriormente se obtuvo la configuración espacial de la metapoblación que aparece en la Figura 7.1. El programa identifica diez parches de hábitat diferenciados que albergarán las poblaciones a simular. Debido a su proximidad espacial, las poblaciones de *Valdetorres-Talamanca* y *Daganzo-Camarma*, descritas en el capítulo 4, quedan aquí agrupadas en un único parche (*Valdet-Camar*). A la inversa sucede en el caso de los parches de *Estremera* y *Fuentidueña*, que en el capítulo 4 se consideraron como una única población. En este último caso, a pesar de ocupar parches separados, se tendrá en cuenta la estrecha relación que existe entre ambas localizaciones espaciales mediante las tasas de dispersión del modelo. Además de las otras poblaciones descritas en dicho capítulo, que presentan su parche correspondiente (*Campo Real*, *Pinto-Torrejón*, *Aranjuez*), se observa la existencia de cuatro parches más, que representan el hábitat adecuado que permanece sin colonizar por la especie. A estos parches se les ha asignado el nombre del término municipal en el que aparecen: *Loeches*, *Colmenar de Oreja*, *Aranjuez 2* y *Moraleja de Enmedio*). Las capacidades de carga de todos estos parches aparecen en la tabla 7.4.

El hábitat ocupado por la población de *Estremera* queda infraestimado en el parche del mismo nombre, de acuerdo con las localizaciones de censo disponibles. Esta infraestima posiblemente se deba a la particular configuración ambiental de este parche (relieve más irregular, cultivos de secano de tipo

arbóreo - almendrales y olivares -, vegetación gipsícola). Por esta razón fue necesario disminuir el valor umbral utilizado en la delimitación de este parche hasta 6, con el fin de conseguir una estructura espacial que se ajustara mejor a la ocupación real del espacio por parte de la especie. Por otra parte, todos aquellos parches identificados por el modelo que presentaban un área inferior a 2 km² no se consideraron capaces de albergar poblaciones viables, y fueron eliminados del modelo final. Sólo se mantuvo Aranjuez 2, a pesar de presentar una superficie de tan sólo 1 km², porque en la provincia de Toledo existe hábitat potencial para la especie que no se ha considerado en el modelo y que forma parte del área potencial de esta población.

El 60% de las localizaciones de censo registradas durante el período 1997-2006, quedan incluidas dentro de alguno de los parches identificados, mientras que un 38%, aparecen en celdas inmediatamente contiguas a otras clasificadas como parte de alguna de las poblaciones. Sólo un 2% de las localizaciones están claramente alejadas de las zonas delimitadas por el modelo.

Tabla 7.4. Capacidades de carga (K), áreas y abundancias iniciales aplicadas en el modelo básico (N_{i1998} : tamaño de población en 1998) y en los otros escenarios (N_{i1988} : tamaño de población en 1988). Los parches acompañados de un asterisco (*) sólo se incluirán en el escenario con “colonización”. El hábitat adecuado se mide como la suma de la densidad de avutardas por km² existente en cada una de las celdas que integran un parche.

<i>Parche</i>	<i>Suma de hábitat adecuado</i>	<i>Area (km²)</i>	<i>Area como % de todos los parches</i>	<i>K</i>	<i>N_{i1998}</i>	<i>N_{i1988}</i>
Valdetorres-Camarma	6.898	420	51,79%	1.500	817	400
Loeches*	1.316	97	11,96%	1.500	0	0
Campo Real	207	17	2,10%	621	124	84
Pinto-Torrejón	2.721	189	23,30%	1.500	231	156
Moraleja*	164	15	1,85%	493	0	0
Estremera	10	1	0,12%	150	44	26
Comenar*	35	3	0,37%	150	0	0
Fuentidueña	876	64	7,89%	1.500	29	62
Aranjuez	44	4	0,49%	150	100	100
Aranjuez 2*	12	1	0,12%	150	0	0

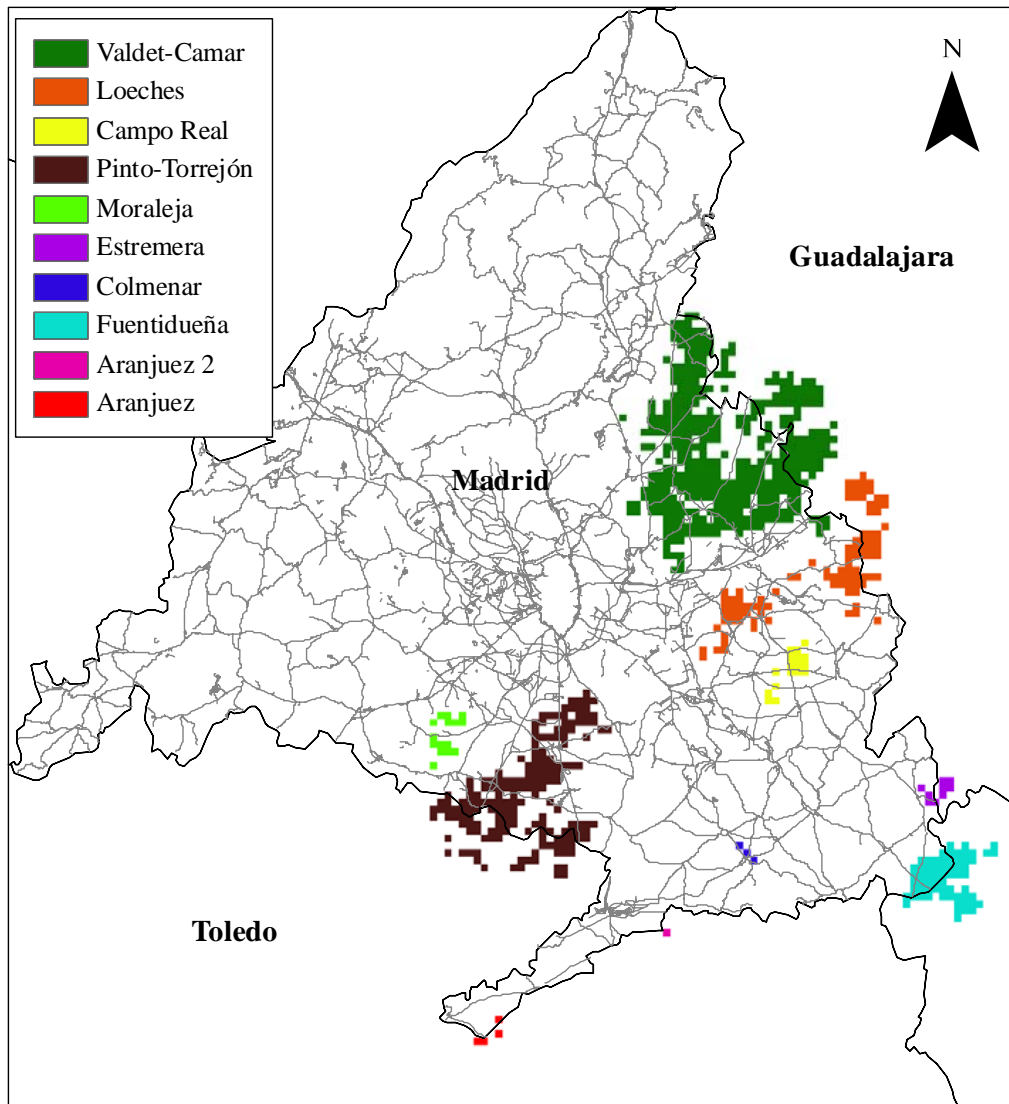


Figura 7.1: Localización de los parches de hábitat adecuado en el área de estudio. Los parches en la leyenda están ordenados de acuerdo con su orientación espacial, de norte a sur.

Evolución temporal de la estructura espacial

Se desarrolló una serie temporal de la estructura espacial de la metapoblación partiendo de los datos disponibles para la década de 1990 (CORINE 1990; población humana procedente del censo de 1996, NDVI para marzo de 1995) y aplicando los datos actuales (CORINE 2000; población humana censada en 2005; NDVI de marzo de 2005) se generó la segunda configuración espacial para la década de 2000. A partir de ese momento se aplicaron las proyecciones de crecimiento urbano y de población humana estimadas junto con el valor de marzo de 2005 de NDVI a los 40 años siguientes, a intervalos de 10 años (Figura 7.3).

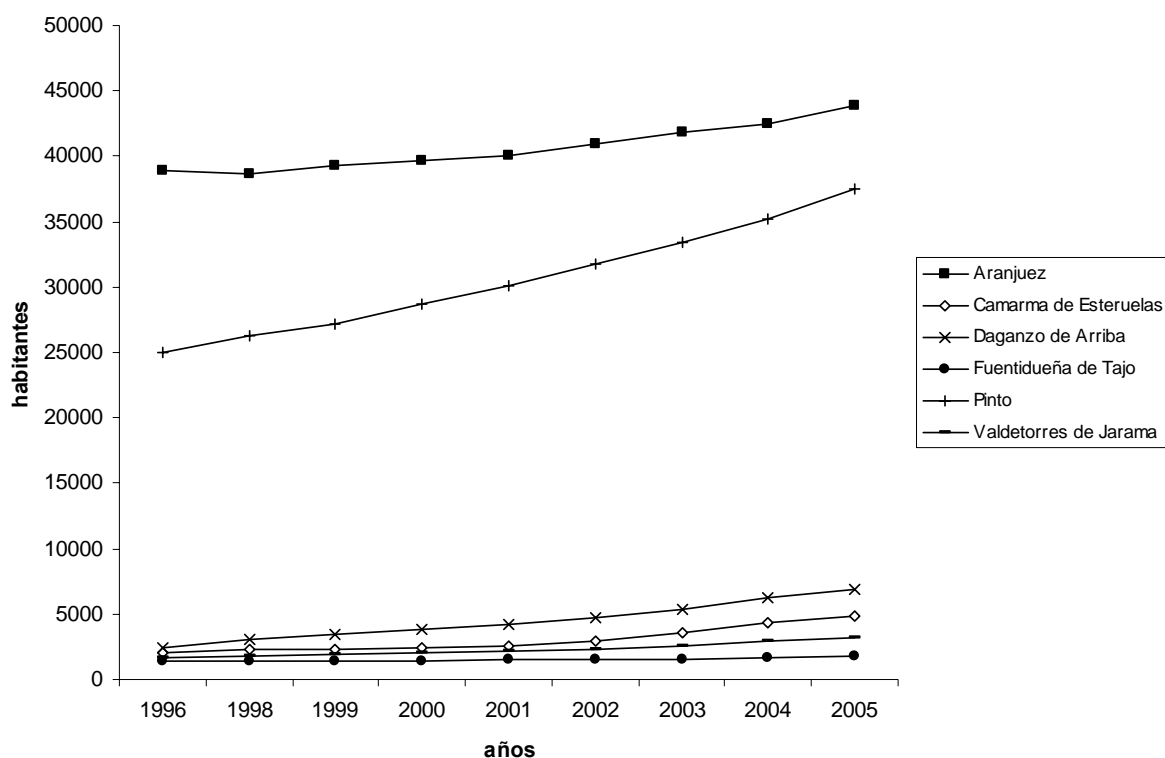


Figura 7.2. Evolución de la población humana en algunos de los municipios del área de estudio. Fuente: Instituto Nacional de Estadística (INE).



Tabla 7.6. Área, suma de hábitat adecuado, índice de forma y capacidades de carga (*K*) para la serie temporal de estructura espacial de la metapoblación. El hábitat adecuado total se mide como la suma de la densidad de avutardas por km² de todas las celdas que integran un parche.

<i>Parche</i>	<i>Década</i>	<i>Área</i>	<i>Hábitat adecuado total</i>	<i>Índice de forma</i>	<i>K</i>
Aranjuez	1990	2	22	1,06	21
	2000	4	44	1,75	25
	2010	4	44	1,75	25
	2020	4	44	1,75	25
	2030	4	44	1,75	25
	2040	4	44	1,75	25
Aranjuez 2	1990	1	11	1	11
	2000	1	12	1	12
	2010	1	12	1	12
	2020	1	12	1	12
	2030	1	11	1	11
	2040	1	11	1	11
Brunete ^a	1990	9	100	1,83	55
Campo Real ^b	2000	17	207	2,06	100
	2010	17	207	2,06	100
	2020	17	207	2,06	100
	2030	17	207	2,06	100
	2040	17	206	2,06	100
Estremera	1990	11	115	1,51	76
	2000	9	93	1,83	51
	2010	9	93	1,83	51
	2020	9	93	1,83	51
	2030	9	93	1,83	51
	2040	9	92	1,83	50
Fuentidueña	1990	73	980	2,05	479
	2000	64	876	2,13	412
	2010	64	876	2,13	412
	2020	64	876	2,13	412
	2030	64	875	2,13	412
	2040	64	875	2,13	412

^a Los parches de *Rivas* y *Brunete* desaparecen a partir de la década de 2000.

^b Los parches de *Campo Real* y *Loeches* constituyen una única unidad junto con *Valdetorres-Camarma*, al igual que sucede con los parches de *Pinto-Torrejón* y de *Moraleja*, durante la década de 1990.

<i>Parche</i>	<i>Década</i>	<i>Área</i>	<i>Hábitat adecuado total</i>	<i>Índice de forma</i>	<i>K</i>
(Continuación Tabla 7.6)					
Loeches ^b	2000	96	1.305	4,13	316
	2010	91	1.249	4,14	302
	2020	88	1.210	3,99	303
	2030	86	1.178	3,94	299
	2040	81	1.116	3,89	287
Moraleja ^b	2000	15	164	2,32	71
	2010	15	164	2,32	71
	2020	13	142	2,22	64
	2030	8	88	1,77	50
	2040	8	87	1,77	49
Pinto-Torrejón ^b	1990	244	3.733	5,41	690
	2000	176	2.535	5,01	506
	2010	170	2.430	4,95	491
	2020	156	2.216	4,96	446
	2030	143	2.020	4,89	413
Rivas ^a	1990	9	164	1,50	109
Torrejón ^c	2040	113	1614	4,61	350
Valdetorres-Camarma ^b	1990	684	11.408	6,50	1755
	2000	413	6.814	4,95	1378
	2010	411	6.783	4,86	1396
	2020	401	6.568	4,87	1349
	2030	381	6.219	4,82	1291
	2040	364	5.886	4,79	1227
Colmenar	1990	4	50	1,50	33
	2000	3	35	1,73	20
	2010	3	35	1,73	20
	2020	3	35	1,73	20
	2030	3	34	1,73	20
	2040	3	34	1,73	20
Pinto ^c	2040	16	213	1,88	114

^a Los parches de *Rivas* y *Brunete* desaparecen a partir de la década de 2000.

^b Los parches de *Campo Real* y *Loeches* constituyen una única unidad junto con *Valdetorres-Camarma*, al igual que sucede con los parches de *Pinto-Torrejón* y de *Moraleja*, durante la década de 1990.

^c El parche de *Pinto-Torrejón* se fragmenta en dos parches independientes (*Torrejón* y *Pinto*) a partir de la década de 2040.

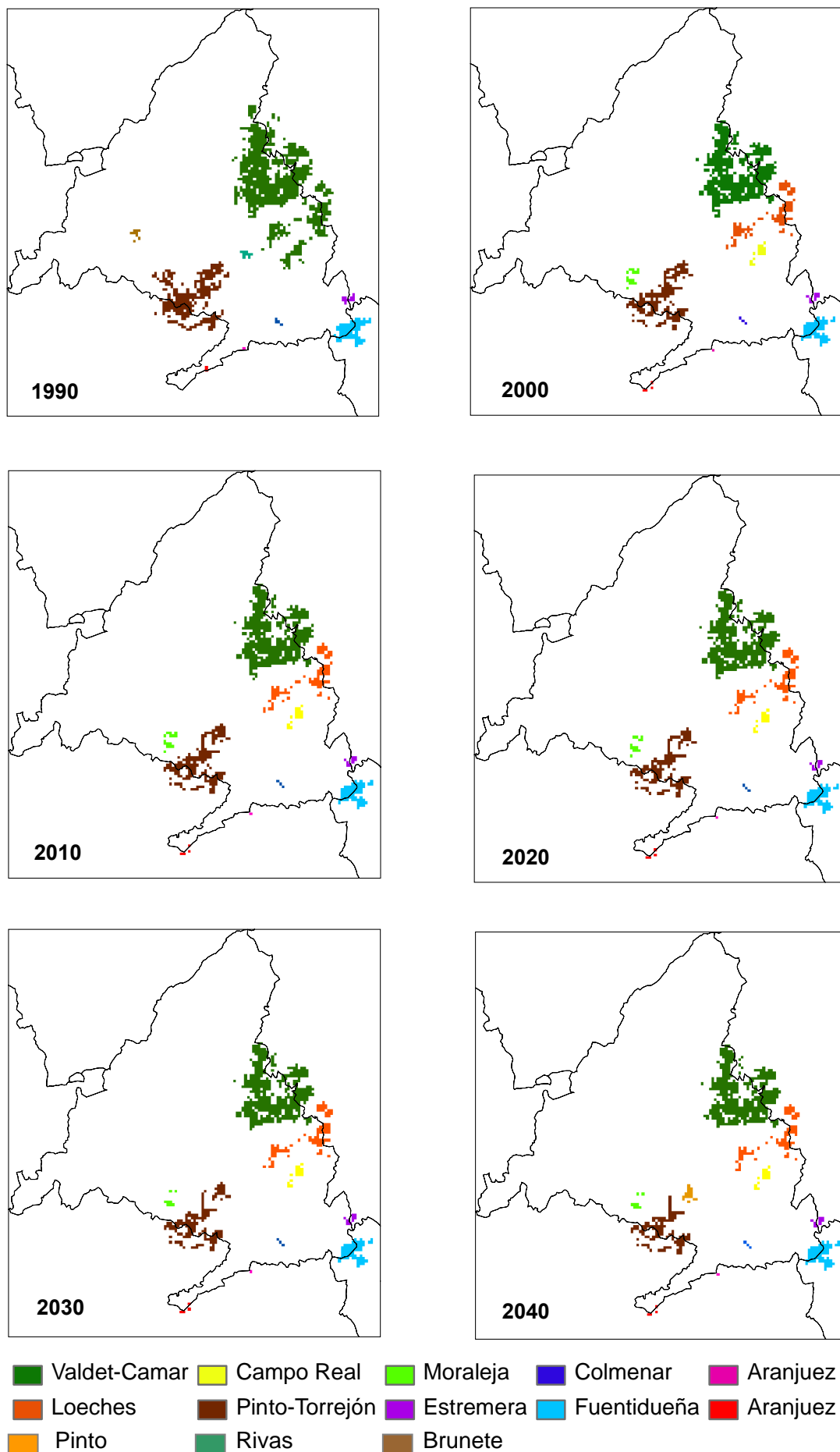


Figura 7.2: Evolución estimada de la estructura espacial de la metapoblación. Los años en cada mapa hacen referencia a la década a la que corresponde cada una de las situaciones espaciales. Los colores indican áreas incluidas dentro de un mismo parche.

Las pérdidas de hábitat durante el período estudiado afectan fundamentalmente al parche de *Pinto-Torrejón* y al de *Moraleja*, que ven reducida su superficie total en cerca de un 50% entre 1990 y 2040. Sin embargo los parches de *Campo Real*, *Colmenar*, *Fuentidueña* y *Estremera*, así como los dos parches situados en *Aranjuez*, aunque se ven reducidos entre 1990-2000, no sufren alteraciones a partir de ese momento. Las pérdidas estimadas para el parche de *Valdetorres-Camarma* son mínimas desde la década de 2000, momento en el que se convierte en un parche independiente de *Loeches* y *Campo Real*, siendo tan sólo de un 14%. Las pérdidas de hábitat en el parche de *Loeches* son de una magnitud similar (ver Tabla 7.6).

Análisis de sensibilidad

A la escala de perturbación de $\pm 10\%$ del rango de variabilidad de cada parámetro (S_{prop}), las tasas que presentan una mayor influencia sobre el crecimiento de la metapoblación (R_t) son la supervivencia juvenil (durante el primer año de vida), seguida de la adulta (clases de edad desde 4 años a mayores de 6 años). A continuación aparece la fecundidad y, finalmente, las desviaciones en la supervivencia adulta y juvenil, que afectan muy poco a la tasa de crecimiento de la población. En todos los casos el mayor impacto lo representa el sexo femenino (Tabla 7.7). Sin embargo, cuando la perturbación se aplica sobre el valor medio del parámetro en lugar de sobre su rango de variabilidad, la supervivencia adulta cobra una mayor importancia que la juvenil.

Pero los cambios relativos en R_t no guardan una relación lineal con los cambios proporcionales en el rango de variabilidad de los parámetros del modelo (Figura 7.4). Esto convierte a S_{prop} en un mal predictor de la sensibilidad (Kohlmann *et al.* 2005). Por esta razón se compararon los resultados de este análisis de sensibilidad lineal con los procedentes de la regresión múltiple, en la que se incluyeron cambios en el rango de variabilidad de la fecundidad, la supervivencia adulta y juvenil (junto con sus respectivas desviaciones estándar) así como los términos cuadráticos de cada uno de los parámetros, como variables independientes que explicaran el cambio en la tasa de crecimiento metapoblacional. Estos resultados aparecen en la Tabla 7.8.



Tabla 7.7. Estimaciones de sensibilidad para los parámetros demográficos del “modelo básico” de la metapoblación (ver descripción en el texto). Las estimaciones se han calculado como el cambio relativo experimentado por la tasa de crecimiento metapoblacional (R_t) cuando un parámetro demográfico fue variado un 10% de su valor medio o un 10% de su rango de variabilidad. Los cambios se realizaron agrupando clases de edad (Supervivencia juvenil: 1^{er} año de vida; Supervivencia adulta: 4 - >6 años; Fecundidad: 4 - >6 años) y sexo (machos y hembras).

<i>Tipo de cambio</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Sexo</i>	<i>S_{prop}</i>
<i>Cambio sobre el rango de variabilidad</i>	Supervivencia juvenil	Hembra	0,0198
	Supervivencia adulta	Hembra	0,0091
	Supervivencia juvenil	Macho	0,0054
	Fecundidad	Hembra	0,0052
	Supervivencia adulta	Macho	0,0018
	Fecundidad	Macho	0,0013
	Supervivencia juvenil	Ambos sexos	0,0231
	Supervivencia adulta	Ambos sexos	0,0111
	Fecundidad	Ambos sexos	0,0050
	Desviación en la fecundidad	Ambos sexos	0,0041
	Desviación en la supervivencia adulta	Ambos sexos	0,0037
	Desviación en la supervivencia juvenil	Ambos sexos	0,0001
<i>Cambio sobre el valor medio</i>	Supervivencia adulta	Ambos sexos	0,0487
	Supervivencia juvenil	Ambos sexos	0,0292
	Fecundidad	Ambos sexos	0,0134

Los términos cuadráticos que se incluyeron para evaluar la importancia de las relaciones no lineales sólo resultaron significativos (nivel de significación del 5%) en el caso de las tasas de supervivencia, tanto adulta como juvenil, indicando que la relación existente entre estos parámetros y la tasa de crecimiento metapoblacional es de tipo polinomial, tal y como mostraba el gráfico de la Figura 7.4. Como ya se observaba en el análisis de sensibilidad a través de perturbación manual, la desviación en la supervivencia juvenil y en la fecundidad tienen un efecto muy débil sobre las salidas del modelo, no siendo significativas estadísticamente.

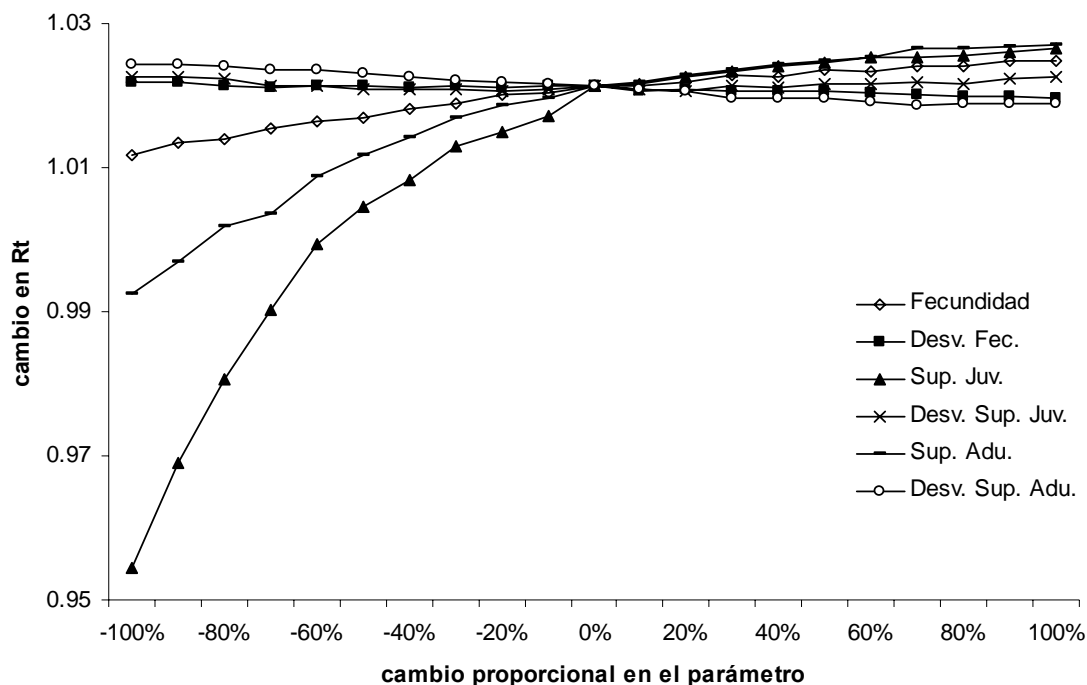


Figura 7.4. Respuesta relativa de la tasa de crecimiento metapoblacional (R_t) a cambios proporcionales en el rango de variabilidad de la fecundidad, la supervivencia juvenil (Sup. Juv.) y adulta (Sup. Adu.) y sus respectivas desviaciones estándar (Desv.). La pendiente más pronunciada indica el parámetro más influyente.

Una vez aplicado el coeficiente de incertidumbre (Hunter *et al.* 2000) la ordenación de los parámetros, de acuerdo con su sensibilidad sobre la tasa de crecimiento poblacional, es muy similar a la que obteníamos con el estimador de sensibilidad lineal S_{prop} , siendo el parámetro que presenta una mayor sensibilidad la supervivencia juvenil, seguido por la supervivencia adulta y, a continuación, la fecundidad. Sin embargo, no sucede así en el caso de la desviación en la supervivencia adulta. De acuerdo con el coeficiente de incertidumbre derivado de la regresión, este parámetro demuestra ser más influyente que la desviación en la fecundidad, mientras que, según los valores de S_{prop} , ambas tasas presentaban una sensibilidad similar.



Tabla 7.8. Resultados de la regresión múltiple para el análisis de sensibilidad del modelo básico. Los parámetros demográficos se variaron sistemáticamente entre un 0 y un 100% del rango de variabilidad, en incrementos y decrementos sucesivos del 10%.

	<i>Coeficientes no estandarizados</i>		<i>Coeficientes estandarizados</i>	<i>t</i>	<i>p-valor</i>
	<i>B</i>	<i>Error Estándar</i>	<i>Beta</i>		
F(12,6037)=55.373					
(Constante)	1,020976	0,000614		1663,367	0,000000
Fecundidad	0,006282	0,001576	0,048678	3,985	0,000068
Supervivencia Adulta	0,015711	0,001576	0,121747	9,967	0,000000
Supervivencia Juvenil	0,028675	0,001576	0,222208	18,191	0,000000
Desviación Fecundidad	-0,000952	0,001576	-0,007380	-0,604	0,545767
Desviación Sup. Adu.	-0,003218	0,001576	-0,024939	-2,042	0,041235
Desviación Sup. Juv.	0,000099	0,001576	0,000768	0,063	0,949893
Fecundidad ²	-0,002706	0,002156	-0,016165	-1,255	0,209433
Sup. Adulta ²	-0,011173	0,002156	-0,066750	-5,183	0,000000
Sup. Juvenil ²	-0,028859	0,002156	-0,172408	-13,388	0,000000
Desviación Fec. ²	-0,000290	0,002156	-0,001732	-0,135	0,892999
Desviación Sup. Adu. ²	0,000708	0,002156	0,004230	0,328	0,742550
Desviación Sup. Juv. ²	0,001580	0,002156	0,009439	0,733	0,463596

Tabla 7.9. Ordenación de los parámetros incluidos en el análisis de sensibilidad mediante regresión múltiple (de mayor influencia a menor impacto sobre las salidas del modelo) de acuerdo con sus coeficientes de incertidumbre (ver apartado de Metodología).

<i>Parámetro</i>	<i>Coeficiente</i>
Supervivencia Juvenil	0,05617
Supervivencia Adulta	0,03078
Fecundidad	0,01256
Desviación Supervivencia Adulta	0,00630
Desviación Fecundidad	0,00187
Desviación Supervivencia Juvenil	0,00019

Calibración de las tasas de dispersión del modelo

Escenarios de dispersión

En general en todos los escenarios de dispersión propuestos se producen unas predicciones demasiado optimistas, independientemente de la magnitud de la dispersión aplicada a las poblaciones de fuera de la ZEPA nº139 (22%, 44% y 88% de machos dispersantes, con un 55% de reducción en dichas tasas en el caso de las hembras), si las comparamos con los datos observados en el año 2006 (Figura 7.5). No obstante, la población de *Valdetorres-Camarma* sigue un patrón diferente al resto de poblaciones, ya que sus efectivos predichos son siempre inferiores a los censados en 2006, y sólo se aproximan más a los reales en el escenario que incluye el tamaño inicial de población como factor del que dependen las tasas de dispersión.

Valdetorres-Camarma, a pesar de su tamaño, presenta un crecimiento dependiente del aporte de individuos desde otras poblaciones (su tasa de crecimiento en ausencia de dispersión es ligeramente inferior al equilibrio: 0,998), especialmente desde *Pinto-Torrejón* y *Fuentidueña*. Estas dos últimas poblaciones son las que exhiben unas fecundidades más elevadas, y por tanto, un mayor crecimiento local en una situación de aislamiento total. Sin embargo, como en estas poblaciones con fecundidades proporcionalmente mayores no se observa un crecimiento tan notorio, de acuerdo con los ejemplares censados, se explica que los modelos que mejor ajusten los tamaños de estas poblaciones sean aquellos que contienen las tasas de dispersión más altas (Tabla 7.10). Por este motivo, a causa de la actuación de la población de *Valdetorres-Camarma* como un sumidero (Pulliam 1988), el incremento en las tasas de dispersión, especialmente en el escenario que incluye un efecto de atracción coespecífica (Nini-dist), conlleva un mayor aporte de individuos inmigrantes a este parche, con el consiguiente incremento en la probabilidad de declive de la metapoblación (Figura 7.6).

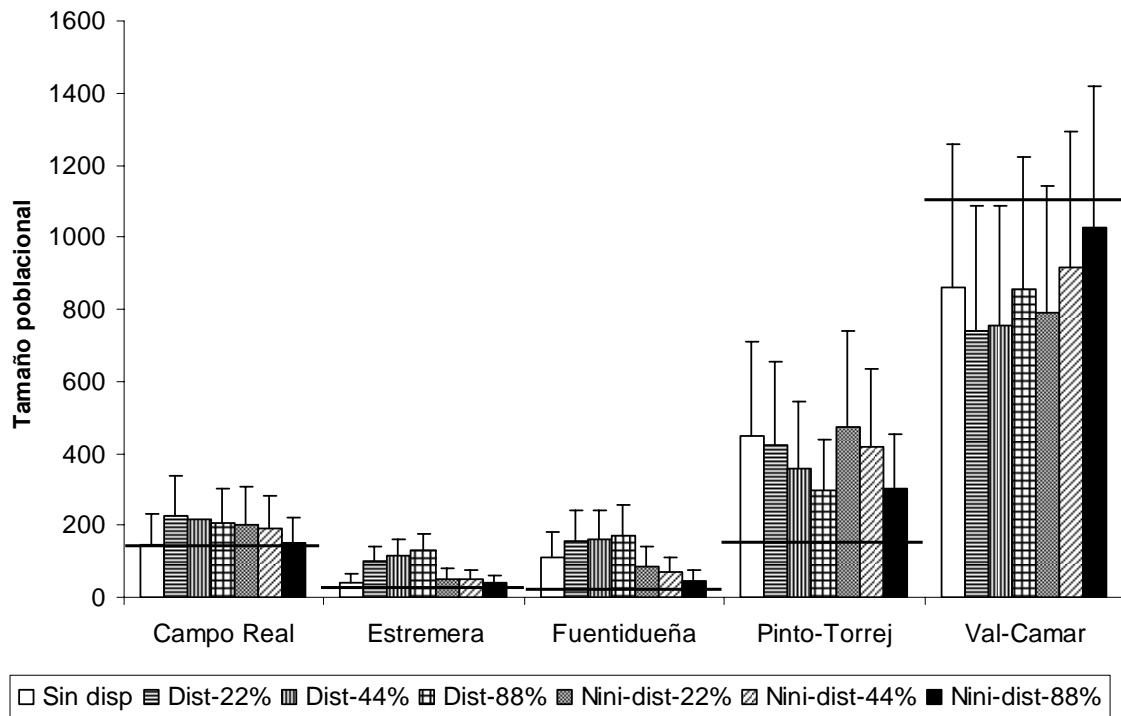


Figura 7.5. Abundancias predichas para los parches ocupados de la metapoblación bajo los diferentes escenarios de hipótesis de dispersión (Nini-dist: dispersión proporcional al tamaño inicial de la población y función potencial inversa de la distancia; Dist: dispersión como función potencial inversa de la distancia exclusivamente; Sin disp: ausencia de dispersión). Los porcentajes hacen referencia a las tasas de dispersión de machos. Las tasas correspondientes al sexo femenino son un 55% inferiores. Las líneas horizontales corresponden a los tamaños de población observados en la primavera de 2006, y las barras de error muestran las desviaciones estándar entre iteraciones de los resultados de la simulación.

La hipótesis de dispersión que tiene un mayor apoyo por parte de los datos observados durante el período 1998-2006 es la que incluye la atracción coespecífica y la distancia como factores determinantes en las decisiones de dispersión. Es con esta hipótesis con la que se obtienen los errores entre datos de campo y simulados más bajos (suma ponderada de los errores de 1,47; ver Tabla 7.10) por lo que en el resto de escenarios que se simulen a continuación se considerarán estas nuevas tasas dispersivas.

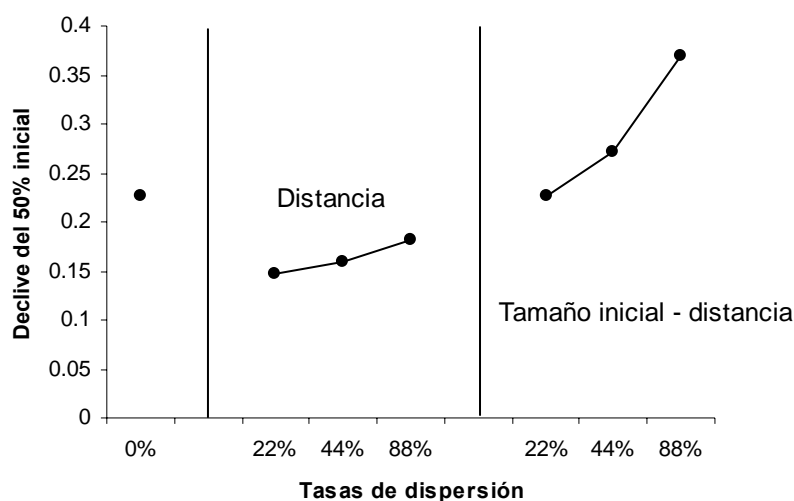


Figura 7.6. Probabilidad de un declive del 50% del tamaño inicial de la metapoblación durante el período de 50 años de duración de la simulación de acuerdo con los diferentes escenarios de dispersión propuestos.

Tabla 7.10. Resultados de los errores de calibración en las tasas de dispersión (ΔN) entre tamaños de población observados (período 1998-2006) y predichos para cada una de las poblaciones consideradas en el modelo básico. La suma ponderada del error se ha calculado dividiendo el error de cada población por la media del tamaño poblacional observado en cada parche. Los escenarios representados son: N inicial-distancia (dispersión proporcional al tamaño inicial de la población y función potencial inversa de la distancia); Distancia (dispersión como función potencial inversa de la distancia exclusivamente); Sin dispersión. Los porcentajes de dispersantes (%) se refieren a las tasas de machos en todas las poblaciones que no son *Valdetorres-Camarma*, ya que esta última población siempre cuenta con un 22% de dispersantes. Las tasas correspondientes al sexo femenino son un 55% inferiores. En negrita aparece el modelo que mejor ajusta los datos observados.

Escenario	%	<i>Valdetorres-Camarma</i>	<i>Campo Real</i>	<i>Pinto</i>	<i>Estremera</i>	<i>Fuentidueña</i>	Suma del error	Suma ponderada del error
N inicial-distancia	22	216,24	37,42	191,46	11,86	45,32	502,30	2,37
N inicial-distancia	44	150,77	29,61	156,09	11,23	36,19	383,88	2,01
N inicial-distancia	88	96,64	21,11	91,52	10,57	24,82	244,66	1,47
Distancia	22	263,83	49,28	160,40	40,22	85,16	598,88	3,28
Distancia	44	247,48	45,69	122,51	50,92	88,26	554,85	3,35
Distancia	88	191,95	37,44	86,16	62,48	96,49	474,51	3,39
Sin dispersión	0	173,63	20,37	169,20	10,63	57,02	430,85	2,14



Validación

Las diferencias entre los resultados predichos para el décimo año de la simulación con respecto al total observado en los censos primaverales del año 1998 son considerablemente pequeñas. Dichas diferencias en *Valdetorres-Camarma* son inferiores al 1%, en *Campo Real* representan tan sólo un 2%, en *Pinto-Torrejón* ascienden al 4%, y supusieron el 26% del total observado en el caso de *Fuentidueña*. La diferencia más elevada, un 40%, se observó en *Estremera*. La proporción de sexos en las abundancias observadas es inferior a la que predice el modelo (una razón de sexos predicha de 2,5 frente a sólo 2,01 hembras por macho observadas en 1998). Esto es debido a que las predicciones del modelo tienden a sobreestimar los ejemplares del sexo femenino, mientras que producen subestimaciones cuando se trata del masculino (Figura 7.7).

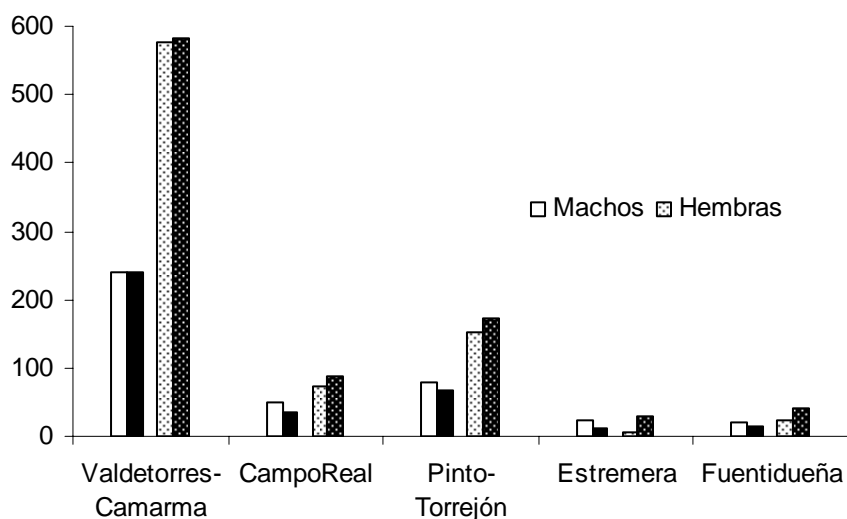


Figura 7.7. Comparación de los efectivos predichos por el modelo calibrado (barras negras) y los observados (barras blancas) para ambos sexos durante el censo del año 1998 en cada una de las poblaciones.

Los resultados de la correlación de Pearson entre los jóvenes de menos de un año de edad estimados por el modelo y los observados en el mes de septiembre de 1998 aparecen en la Figura 7.8.

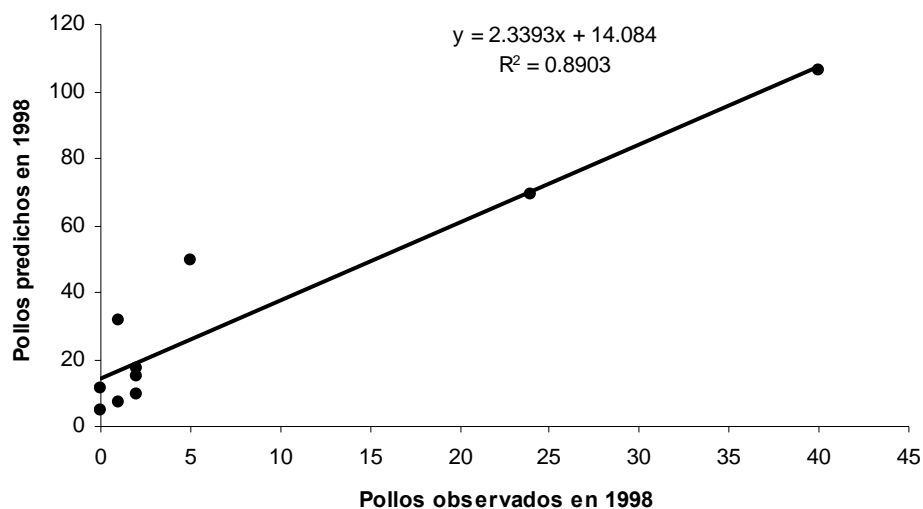


Figura 7.8. Correlación de Pearson entre los pollos de ambos sexos observados en las diferentes poblaciones locales durante el mes de septiembre de 1998 frente a los valores predichos por el modelo para estas cohortes de edad y sexo. La correlación es significativa a un nivel inferior al 1%. Cada punto representa los pollos de un sexo cada una de las poblaciones.

La correlación entre observados y predichos es altamente elevada ($r=0,94$; $p<0,0001$; $N=10$), lo que indica que el modelo refleja correctamente la productividad diferencial registrada en las distintas poblaciones.

Otros escenarios

Con el fin de realizar una evaluación de la probabilidad de persistencia relativa de la metapoblación se desarrollaron varios escenarios que representan diversas hipótesis acerca de la dinámica del sistema. Como escenario de referencia, con el que se compararon todos los demás alternativos, se tomó el modelo básico con parámetros estimados a partir de datos del período 1998-2006, calibrado a partir de los datos de dispersión, y utilizando como tamaño inicial de las poblaciones los resultados del censo primaveral de 1988. En la Figura 7.9 se muestra el paralelismo existente entre los datos de tamaños de poblaciones locales observados entre 1998-2006 y los proyectados por dicho modelo.

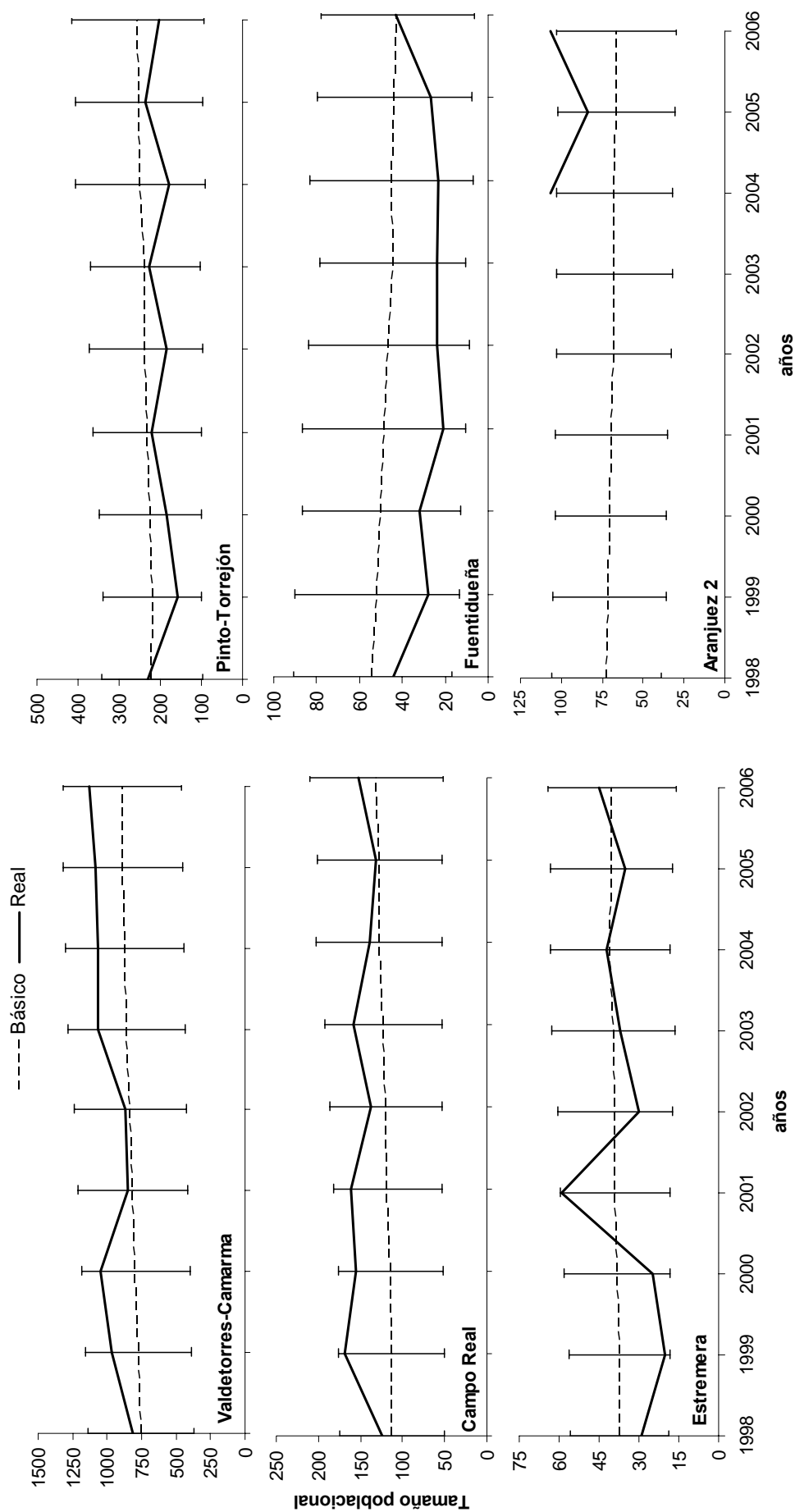


Figura 7.9. Número observado de avutardas en cada una de las poblaciones locales que integran la metapoblación (Real) y número de aves proyectado, de acuerdo con el modelo básico (Básico). Las barras de error indican las desviaciones estándar en el tamaño de población estimado para cada año, derivadas de 1.000 iteraciones. Para la población de *Aranjuez* sólo existen tamaños poblacionales observados desde el año 2004.

De acuerdo con el modelo el número de individuos de la metapoblación crece de forma más pronunciada durante los primeros 20 años de simulación (que se corresponderían al período 1988-2008) y poco después se estabilizan (Figura 7.10). Este equilibrio, que se alcanza también en las poblaciones locales (Figura 7.11), se produce por una densidad-dependencia negativa, debido a que se ha fijado una capacidad de carga limitada aunque elevada (Tabla 7.4). El crecimiento experimentado durante esos primeros 20 años por todas las poblaciones locales es especialmente pronunciado en *Valdetorres-Camarma*. Al final de la simulación la abundancia media que se registra en la metapoblación está alrededor de los 1.541 individuos ($ES=853$). La probabilidad de que la metapoblación se reduzca a la mitad de su población inicial en algún momento de los 60 años simulados de acuerdo con este modelo es del 29,6% (Figura 7.15). Como ya se explicara previamente en el apartado de calibración, de la comparación entre el modelo de referencia y aquel en el que se eliminó la posibilidad de dispersión se concluye, que las dinámicas fuente-sumidero presentes (Pulliam 1988) convierten a *Fuentidueña* y *Pinto-Torrejón* en las principales productoras de emigrantes, siendo la población de *Valdetorres-Camarma* la que presenta las mayores tasas de inmigración. *Aranjuez* y *Estremera* también presentan un balance de inmigración-emigración negativo, cediendo más individuos de los que reciben, aunque en mucha menor medida que las otras dos poblaciones. Sin embargo, a *Campo Real* (que es otra población sumidero) llegan más jóvenes de los que salen, aunque esta entrada representa la cuarta parte de la experimentada por *Valdetorres-Camarma*.

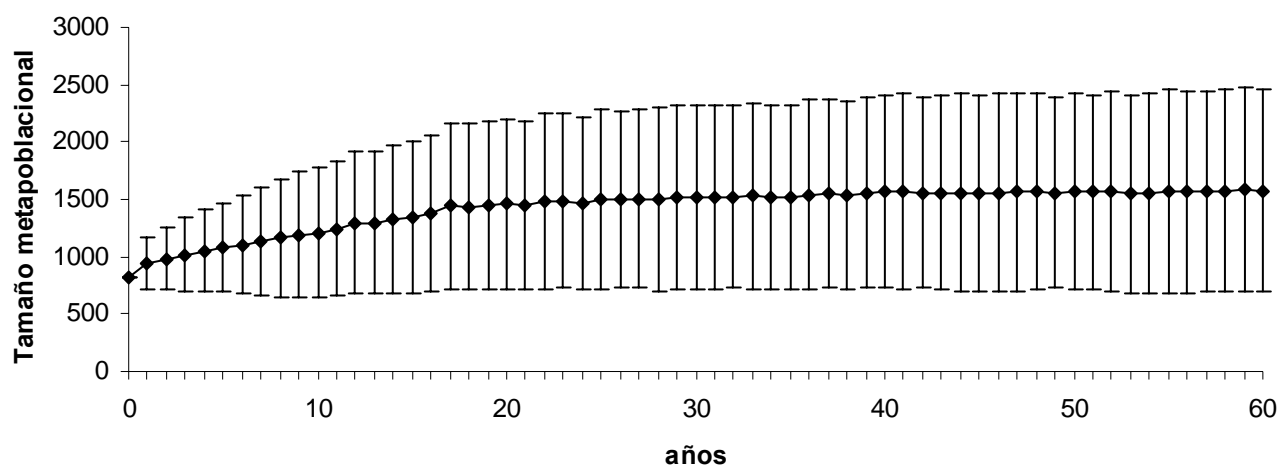


Figura 7.10. Proyección del tamaño de la metapoblación a partir del modelo básico. El año cero coincide con el tamaño de población registrado en 1988. Las barras verticales indican la desviación estándar en la estima de población de cada año basada en las 1.000 iteraciones realizadas para cada simulación.

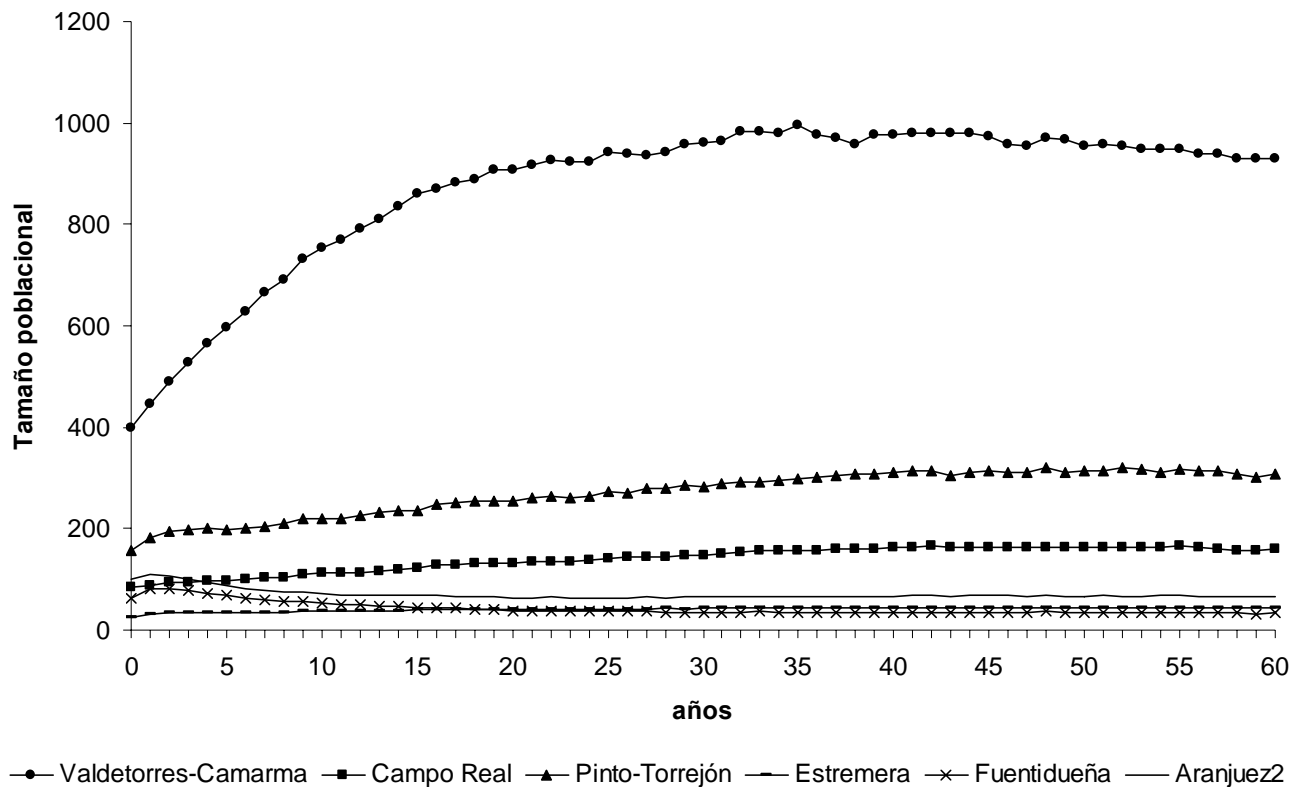


Figura 7.11. Evolución de los efectivos de cada una de las poblaciones locales de acuerdo con el modelo básico (tasas de dispersión calibradas y tamaño inicial de población registrado en 1988).

Evaluación de la estocasticidad del modelo

Examinar la sensibilidad de las tasas de crecimiento determinístico ofrece una idea de cómo la variabilidad o la incertidumbre en las estimas de los parámetros afectarán a los resultados del modelo (Kelly & Durant 2000). La comparación del modelo estocástico (que incluye 1.000 réplicas) con un modelo equivalente determinístico (sin iteraciones) nos muestra que los resultados en los que la variabilidad ambiental está ausente son más pesimistas que cuando ésta está incluida (aunque al final de la simulación los tamaños de la metapoblación convergen en valores muy similares, ya que se alcanzan los 1.538 ejemplares en el escenario determinístico). Esto queda reflejado en las tasas de crecimiento medias para ambos períodos de 60 años, que aunque muy parecidas, resultan más elevada cuando la simulación es determinística ($Rt=1,016$) que cuando se incluye la estocasticidad ($Rt=1,014$). Cuando se considera la estocasticidad en el modelo se observa que, a medida que el tamaño de la población se proyecta a períodos temporales más largos, la incertidumbre en las predicciones aumenta (ver el incremento de la desviación

estándar en el tamaño de la metapoblación a lo largo de los años simulados, Figura 7.10).

Por otra parte, las “catástrofes” simuladas en nuestro modelo suponen años de extraordinaria productividad que tienen lugar una vez cada década. Sin la existencia de estas “catástrofes”, la probabilidad de declive de un 50% de la población inicial de la metapoblación durante el período simulado asciende a un 50,1% (Figura 7.12).

Impacto de la supresión selectiva de parches

Los patrones dispersivos descritos anteriormente son los que provocan que la probabilidad de declive se incremente hasta un 43% cuando se elimina del sistema la población de *Pinto-Torrejón*. Sin embargo, el riesgo se mantiene en valores muy similares cuando el parche eliminado es *Campo Real* (30%) o *Fuentidueña* (28%). La aplicación de la hipótesis de atracción coespecífica en la traslocación de los individuos que residían en el parche suprimido, provoca que la mayor parte de ellos se establezcan en *Valdetorres-Camarma*, y puesto que en esta población las fecundidades son más bajas que en las poblaciones de origen de los individuos, aunque el número de ejemplares no se ve reducido sí que lo hacen sus posibilidades de reproducción, con el consiguiente descenso en la tasa de crecimiento de la metapoblación. Por esta razón, el mayor impacto lo representa la pérdida de *Pinto-Torrejón*, porque es la población con más avutardas de las suprimidas, y porque tiene una alta fecundidad. Aunque *Fuentidueña* presenta unas fecundidades más elevadas que *Pinto-Torrejón*, de su desaparición no se derivan unos resultados demográficos tan negativos porque su población es menor y, sobre todo, porque sus tasas de traslocación hacia *Valdetorres-Camarma* son menores (un 31% menos que en el caso de las otras dos poblaciones) debido a la mayor distancia que las separa. El efecto de *Campo Real* es más suave si se lo compara con *Pinto-Torrejón*, a pesar de presentar tasas de traslocación similares a las que aplicamos a *Pinto*, porque en *Campo Real* las fecundidades no son tan elevadas como en ésta. En el escenario genérico, al fin de la simulación, el tamaño de la metapoblación es de 1.541 (DE=853,7). Sin *Campo Real*, el tamaño medio proyectado para la metapoblación en el año 60 es de 1.498 (DE=799,5); en ausencia de *Pinto* de 1.061 (DE=620,8) y en el caso de suprimir *Fuentidueña* asciende a 1.517 (DE=835).

Efectos de Allee

Cuando existen efectos de Allee (Allee *et al.* 1949) que afectan a las fecundidades el riesgo de declive de la metapoblación (por debajo de un 50% del tamaño inicial) se incrementa hasta un 37,6% (Figura 7.15). Esto se traduce en una reducción en el tamaño final de la metapoblación con respecto al escenario genérico de un 10%. Esta reducción en el tamaño es, en el parche de



Valdetorres-Camarma, de un 8%; un 9% en *Campo Real*; del 10% en *Pinto-Torrejón*; el 13% en *Aranjuez*; un 20% en *Estremera* y, hasta un 32% en la población de *Fuentidueña*. El efecto producido, obviamente, afecta más a las poblaciones de pequeño tamaño, puesto que se trata de una reducción en la fecundidad cuando el nivel de la población desciende por debajo de los 10 individuos (Figura 7.12).

Efecto de la pérdida de hábitat

El modelo que incluye una capacidad de carga dinámica, basada en la evolución temporal del modelo de hábitat, es un escenario más realista que el de referencia. En este caso las poblaciones no crecen de manera ilimitada, sino que existen unas restricciones dictadas por la calidad del hábitat. Por esta razón las predicciones de este modelo suponen una probabilidad de disminución de un 50% de la población inicial dentro de los próximos 50 años de 50,5% (cerca de un 50% superior a la del modelo de referencia; ver Figura 7.15). Además, el tamaño final que alcanza la metapoblación en este escenario es considerablemente inferior (947,7 individuos - DE=521,7 -, un 40% menos que en el modelo original). En general, el comportamiento en todas las poblaciones locales es paralelo al observado en la ausencia de hábitat limitante, pero los equilibrios de las poblaciones se establecen a niveles inferiores, que son los marcados por la capacidad de carga de cada una de ellas.

Factores de mortalidad artificial

Colisión contra líneas eléctricas

Cuando se substraen de las tasas de supervivencia la mortalidad producida por la colisión contra tendidos, la probabilidad de declive del 50% del tamaño inicial de la metapoblación durante la simulación desciende considerablemente, hasta alcanzar un valor más de 4 veces inferior al del escenario de referencia (6,9% de probabilidad de declive). El efecto positivo sobre las probabilidades de persistencia de la metapoblación es más notorio cuando lo que se elimina es la colisión en la fracción adulta de la población (7,9% de probabilidad de declive del 50% inicial) que cuando se hace sobre la fracción juvenil (24,5%) (ver Figura 7.15).

Mortalidad por caza

- Eliminación de la caza furtiva

La caza también presenta una influencia mayor en el riesgo de declive de la población cuando afecta a los ejemplares adultos (la probabilidad de declive del 50% del tamaño inicial de la metapoblación en 60 años es de 24,2% cuando se suprime de las supervivencias adultas,

y del 26,8% cuando se elimina de las de los jóvenes). Sin embargo, su efecto es claramente inferior al impacto que representa la colisión contra líneas eléctricas (Figura 7.15), que produce sólo una disminución del 20% en la probabilidad de declive (probabilidad de declive de 20,9%).

- Efectos de una caza legal

La extracción del 5% de las hembras de la población, simulando una situación de caza legal, conduce a un importante aumento del riesgo de declive (39%). Sin embargo, la “caza” del 50% de los machos más viejos (clases de edad de 5 a más de 6 años) no supone un incremento en el riesgo de declive propuesto.

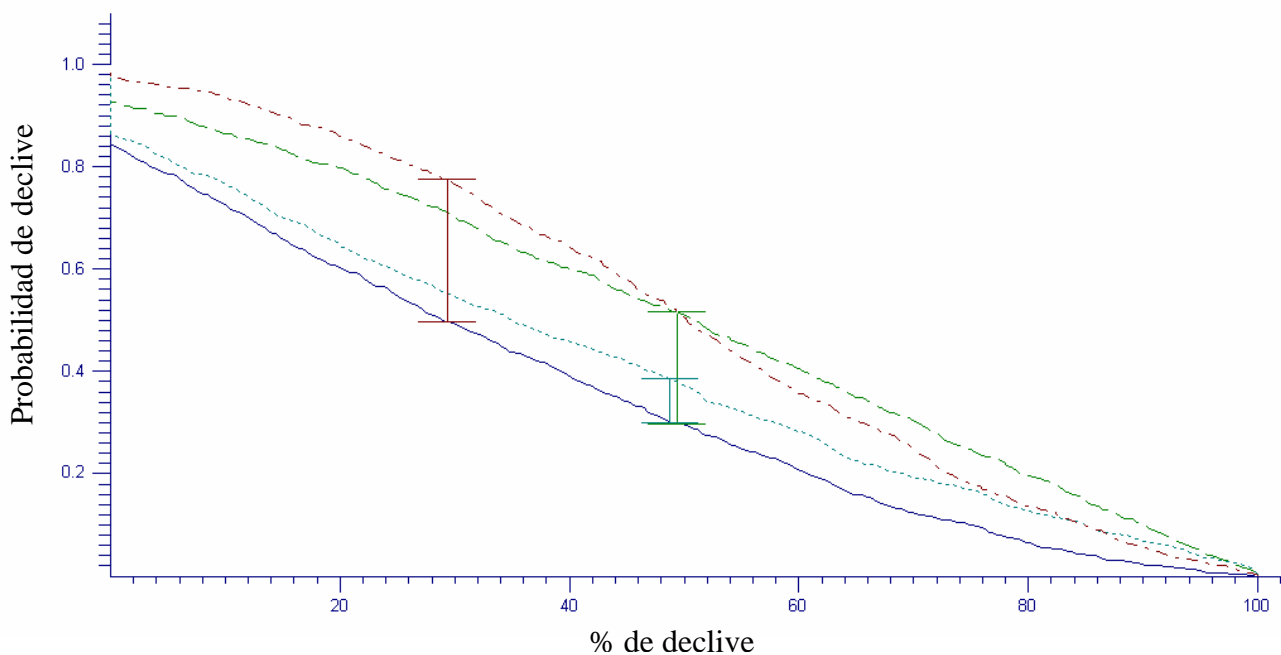


Figura 7.12. Probabilidad de disminución respecto al tamaño total inicial de la metapoblación durante los 60 años de simulación de los escenarios. Las barras verticales indican para qué porcentaje de declive la diferencia entre el escenario en cuestión y el escenario básico es máxima. La línea azul continua indica el escenario básico; la línea punteada azul un escenario con efectos de Allee; la línea discontinua verde un escenario sin catástrofes; la línea roja discontinua hace referencia al escenario con capacidad de carga limitante. Todas las diferencias máximas son significativas a un nivel del 1% de acuerdo con un test de Kolmogorov-Smirnov.



Proceso de recolonización

Escenario sin restricciones espaciales

Tras 60 años de simulación sin colonización, se permite la dispersión de ejemplares hacia parches originariamente vacíos. Como consecuencia del proceso de colonización, después de 40 años de simulación, se establece un nuevo equilibrio metapoblacional 1,7 veces mayor que el que se observaba antes de la colonización. El tamaño medio predicho para la metapoblación al fin de la simulación (100 años) es de 2.575 aves (DE=1.225), siendo la probabilidad de declive de un 50% del tamaño inicial observado en 1988 de sólo un 14,2%.

El efecto de la colonización sobre las tasas de crecimiento locales varía, dependiendo de cada población. La presencia activa de la población de *Loeches* frena ligeramente el crecimiento de *Valdetorres-Camarma* (R_t en el modelo inicial, calculada desde el año 25 de simulación en el que se ha alcanzado la estabilidad: 1,001; R_t en el modelo con colonización, desde el año 40 de simulación: 0,998) y de *Campo Real* (R_t antes de la colonización 1,001; R_t tras la colonización: 0,999). Sin embargo, a diferencia de *Valdetorres-Camarma*, en donde el nuevo equilibrio poblacional se establece por encima del existente en la situación original, en *Campo Real*, debido a un descenso en sus tasas de inmigración, el tamaño de población se estabiliza en un 30% del valor que adquiere en el escenario previo sin colonización (Figura 7.11). Este mismo comportamiento también se observa en *Estremera*, que ahora recibe menos emigrantes de *Fuentidueña*, en donde la reducción en el tamaño de la población en el año 40 de simulación está próxima al 50% (la tasa de crecimiento poblacional se reduce de 1,003 hasta 0,999). Al contrario sucede en la población de *Fuentidueña*, en la que los aportes de jóvenes procedentes de *Colmenar de Oreja*, *Moraleja* y *Aranjuez 2*, producen un incremento en el equilibrio final de la población de cerca del 70% con respecto al escenario de referencia. Estos incrementos se producen también de forma notoria en *Pinto-Torrejón* ya que, debido a su localización espacial y al área que la constituye, es la población que más se beneficia de la nueva situación. De este modo, las tasas de emigración de los nuevos parches colonizados tienen como destino principal esta población, especialmente en lo que respecta al parche de *Moraleja*, que exporta mayor número de dispersantes hacia *Pinto-Torrejón* que hacia *Valdetorres-Camarma*. *Aranjuez* es la población que resulta más perjudicada con la colonización de nuevos parches. Aunque su tasa de crecimiento interanual no se ve especialmente alterada una vez alcanzado el equilibrio (0,998 antes y 0,994 después de la colonización), los efectivos locales en el escenario con colonización constituyen menos del 10% de los presentes en el modelo original, a causa de una disminución en las tasas de inmigración. Esta reducción en la inmigración se debe, fundamentalmente, al menor aporte de individuos

efectuado desde las poblaciones de *Pinto-Torrejón* y *Fuentidueña*, que ahora dirigen sus dispersantes hacia las nuevas poblaciones locales de *Colmenar*, *Moraleja* y *Aranjuez 2*.

Al final de la simulación, el tamaño medio predicho para *Colmenar* es de 17,22 (DE=17,56), en *Moraleja* crece hasta los 244,8 individuos (DE=136,5) y en *Loeches* se sitúa en 376,0 (DE=245,3).

El tamaño medio de población predicho para *Aranjuez 2* nunca alcanza valores superiores a 1, por lo que no se trata de una población viable. El motivo son las bajas tasas de inmigración existentes y el pequeño área que ocupa (sólo 1 km²), que no llega a permitir una colonización satisfactoria.

Considerando una población como ocupada cuando contiene más de 10 individuos, la ocupación media de la metapoblación a lo largo de dicho período es de 7,12 parches.

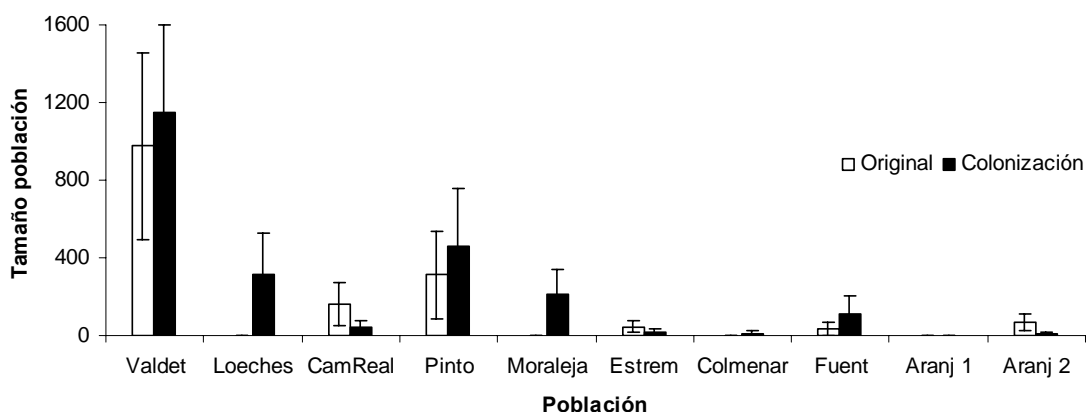


Figura 7.13. Tamaño de población registrado en el año 40 de simulación (en el que se alcanza un equilibrio en el crecimiento poblacional) en el escenario original de referencia y en el escenario que incluye el proceso de colonización. Las barras del error se refieren a la desviación estándar basadas en 1.000 iteraciones.

Recolonización y evolución espacial de la metapoblación

Cuando la capacidad de carga del sistema es función de la calidad del hábitat existente en cada población, y cuando dicho hábitat ha experimentado una reducción como consecuencia de la acción humana en los próximos 30 años, las probabilidades de persistencia de la población se reducen (el riesgo de un declive del 50% inicial durante 100 años se eleva al 42,8%). La evolución de los efectivos poblacionales es similar a la observada en el escenario previo, pero ahora el equilibrio se establece claramente por debajo del nivel anterior (1.340 individuos; SE=677,3, prácticamente la mitad del tamaño alcanzado cuando el hábitat no resulta limitante). Esta reducción en las abundancias también se



traduce en una menor tasa de ocupación de los parches de la población (media de 7,5 parches ocupados durante los 100 años de simulación frente a los 7,12 del escenario anterior, si tenemos en cuenta que en este nuevo escenario el parche de *Pinto-Torrejón* está fragmentado en dos nuevas poblaciones, de forma que la metapoblación consta de 11 parches en lugar de los 10 existentes en el escenario de referencia).

Todas las poblaciones (incluidas las de los nuevos parches) siguen una evolución similar a la que se observaba en el anterior escenario que también incluía colonización aunque, al igual que sucedía para el total de la metapoblación, sus abundancias en el equilibrio son inferiores cuando el hábitat disponible es limitante (se reducen en un 45% en *Vadetorres-Camarma*; un 62% en *Loeches*; un 56% en *Pinto-Torrejón*; un 90% en *Moraleja*; un 47% en *Colmenar*; un 17% en *Fuentidueña*; un 78% en *Aranjuez 2* y un 48% en *Aranjuez*) (ver Figura 7.14). Las reducciones más elevadas tienen lugar en aquellos parches que han sufrido las mayores pérdidas de hábitat debido al crecimiento urbano estimado (*Pinto-Torrejón*, *Loeches* y *Moraleja*), y en aquellos en los que por lo reducido de su área (*Aranjuez 2*, *Aranjuez* y *Colmenar*) la capacidad de carga resulta más restrictiva. En *Valdetorres-Camarma* y en *Fuentidueña* la reducción también es fruto de unas menores tasas de inmigración. Sin embargo, *Campo Real* y *Estremera* experimentan un crecimiento del 14% y del 37%, respectivamente, en comparación con el escenario anterior. Este crecimiento se debe a un incremento de la emigración desde el resto de poblaciones. Al disminuir el área útil de cada parche, el área de las poblaciones de mayor tamaño es menor, haciendo que las tasas de dispersión hacia ellas sean inferiores y se incrementen las probabilidades de dispersión hacia poblaciones con un área relativamente menor.

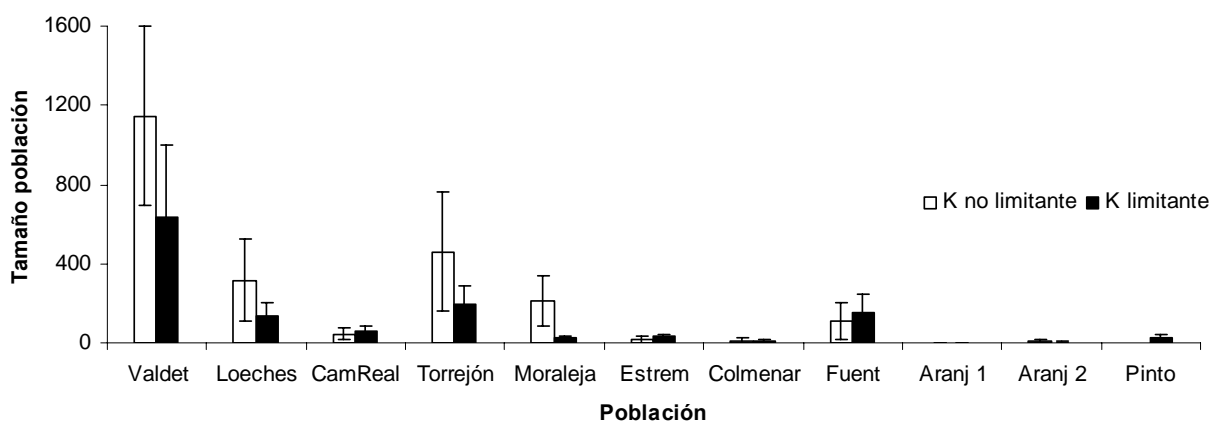


Figura 7.14. Tamaño de población registrado en el año 40 de simulación (en el que se alcanza un equilibrio en el crecimiento poblacional) en los escenarios con recolonización: simulando fragmentación y limitación de la calidad del hábitat (barras negras) y sin restricciones de la capacidad de carga (barras blancas). Las barras del error se refieren a la desviación estándar basadas en 1.000 iteraciones.

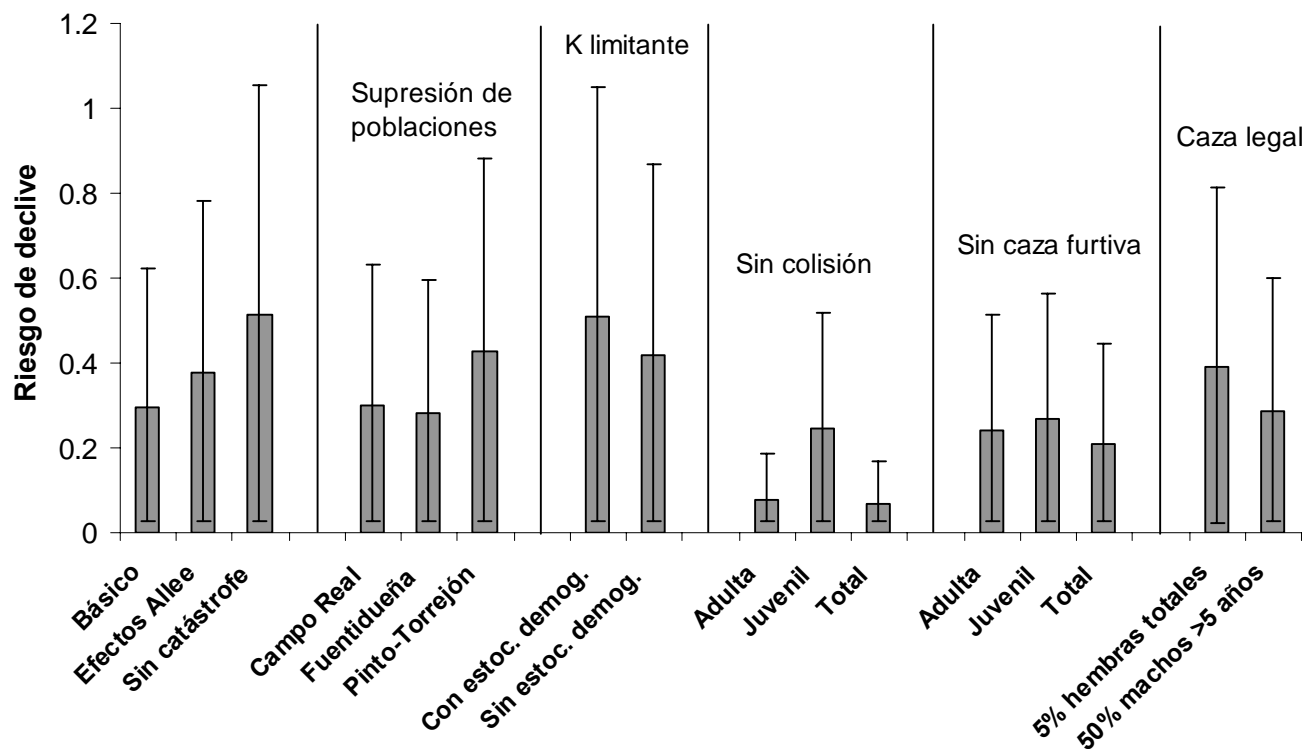


Figura 7.15: Riesgo de declive de la mitad del tamaño inicial de la población (población en 1988) para diferentes escenarios simulados (Básico; Básico incluyendo efectos de Allee; Básico sin catástrofes; Básico con supresión de poblaciones; Hábitat limitante con y sin estocasticidad demográfica; Básico sin colisión adulta, juvenil y global; Básico sin caza furtiva; Básico incluyendo extracción por caza. Las barras de error representan los intervalos de confianza al 95%.

DISCUSIÓN

En el caso de metapoblaciones que no siguen un patrón clásico, de acuerdo con la definición de Levins (ver capítulo 1 de la presente Memoria), los modelos de poblaciones estructuradas que consideran de manera explícita las dinámicas de las poblaciones locales son herramientas de conservación más útiles, y proporcionan estimas de viabilidad de poblaciones más realistas (Lopez & Pfister 2001). Estos modelos necesitan datos de alta calidad para dar predicciones de confianza, y esta calidad sólo se consigue utilizando series temporales largas, como ha sido nuestro caso, existiendo información detallada disponible para la metapoblación de estudio de más de 10 años.



Sin embargo, los resultados no nos muestran lo que sucederá con la metapoblación en el futuro realmente, sino que nos ofrecen un rango de posibles salidas que están sujetas a numerosas asunciones y simplificaciones (Akçakaya & Raphael 1997). Además, la incorporación de la variabilidad ambiental en los modelos hace que las proyecciones de las poblaciones fluctúen considerablemente, y que lo hagan con mayor intensidad a medida que se prolonga el período de simulación. Por eso una única estima de tiempo hasta la extinción es difícil de defender (Boyce 1992). Debido a la existencia de estas incertidumbres, los resultados de este y otros modelos de viabilidad de poblaciones deben interpretarse en términos relativos, siendo comparados con otras hipótesis o escenarios (Akçakaya & Raphael 1997, Coulson *et al.* 2001, McCarty *et al.* 2001a).

Variación temporal en la estructura espacial de la metapoblación

La validez del modelo de hábitat, así como de los valores de umbral y vecindad utilizados en la identificación de los parches, está avalada por la detección por parte del modelo de dos zonas ocupadas históricamente por la avutarda, pero que permanecen vacías desde los años 80. Se trata de los parches situados en los términos municipales de Brunete y Moraleja de Enmedio. El parche de Brunete sólo existe en el modelo elaborado para la década de 1990, pero deja de ser hábitat adecuado para la especie después de ese período. De acuerdo con el censo nacional de avutarda efectuado en 1982 (RENATUR 1982) entre los municipios de Brunete, Villanueva de la Cañada y Sevilla la Nueva existía una zona, ya abandonada a causa de la presión humana producida por la construcción de edificaciones, en la que la última avutarda (un macho) se observó en 1980. Esta área coincide espacialmente con el parche identificado en el modelo, que detecta aún hábitat adecuado en la década de 1990, a pesar de estar ya lo suficientemente degradado como para haber sido abandonado por las avutardas.

El otro parche que mencionábamos es el de *Moraleja*. Datos del mismo censo hablan de 18 aves (6 machos y 12 hembras) avistadas en esa zona en 1982 (RENATUR 1982). Por otra parte, Domínguez & Vigal (1982) describen un núcleo situado “entre los municipios de Villamantilla por el oeste, Griñón por el este, Sevilla la Nueva por el norte y Navacarnero por el sur” en el que se habían contado unas 40 aves en la primavera de 1980. De acuerdo con Alonso *et al.* (2003) la extinción de este grupo se debería a la caza (capítulo 4 de esta Memoria), lo que explicaría por qué, a pesar de no contener avutardas desde los años 80, sigue siendo identificado por el modelo como hábitat adecuado hasta el momento actual.

En los parches delimitados por el modelo que actualmente están vacíos existe constancia de la presencia de la especie, al menos puntual, en algún momento del período de estudio. Así por ejemplo, en *Loeches* hay datos de cría constatada en septiembre 1998, en *Aranjuez 2* se han visto machos y hembras en primavera (ver capítulo 4), y también se han avistado individuos radiomarcados realizando movimientos estacionales o dispersivos en el área de *Colmenar de Oreja* (un macho adulto y tres jóvenes de un año de edad; dos hembras y un macho, en la primavera del año 2000). Esto corrobora también la fiabilidad de la estructura espacial establecida.

Después de la década de 1990 se observa un notable incremento en la fragmentación espacial del sistema, que ha conllevado la desaparición de algunos parches (en términos de Brunete y Rivas-Vaciamadrid), y la división de algunos de ellos en unidades independientes (*Valdetorres-Camarma* separado de *Campo Real* y de *Loeches*; del mismo modo *Pinto-Torrejón* queda separado de *Moraleja*). A pesar de que las estimaciones efectuadas por los modelos son peores cuanto mayor es la distancia temporal que se quiere representar, y aun cuando las reglas de transición de los usos del suelo aplicadas eran muy sencillas, constituyen un buen punto de partida desde el que poder evaluar la futura pérdida de hábitat disponible en el sistema.

La disponibilidad de hábitat simulada ha mostrado ser el segundo factor más importante en la determinación de la probabilidad de persistencia futura de la metapoblación (después de la mortalidad producida por la colisión contra líneas eléctricas) aumentando en un 50% el riesgo de declive establecido. Si la evolución del proceso urbanizador continúa con los patrones seguidos entre 1990 y 2000, el parche de *Pinto-Torrejón* tiene serios riesgos de desaparecer en un plazo medio de tiempo. La población contenida en este parche tiene un papel muy importante en el funcionamiento de la metapoblación, debido a su particular situación espacial dentro del sistema y a su fecundidad. Esto queda demostrado con la considerable merma que se produce en las probabilidades de persistencia de la metapoblación cuando se elimina *Pinto-Torrejón* del modelo, debido a que este parche es una fuente importante de individuos para el resto de poblaciones locales.

El modelo de estimación de pérdida futura de hábitat infravalora la degradación del medio, porque basa las probabilidades de transición hacia suelo urbano en la proximidad al terreno urbanizado previamente. Por esta razón, la urbanización en zonas alejadas de otras ya clasificadas como "urbano" no está bien representada en el modelo. Sin embargo, existen proyectos de construcción de un aeropuerto en la zona ocupada por la población de *Campo Real*, y de un recinto penitenciario y un nuevo área industrial en *Fuentidueña-Estremera* (el primero de ellos actualmente en construcción), por lo que la pérdida de hábitat en estos parches, a pesar de no quedar identificada en el



modelo, representa una amenaza real para estas poblaciones locales.

Al margen de las repercusiones demográficas negativas sobre la metapoblación, causadas por la desaparición de alguna de sus poblaciones locales y que se refleja en los modelos, la importancia de mantener todos los parches existentes en la actualidad es mayor aún si atendemos a las dificultades que la especie presenta para ocupar nuevas áreas (durante los últimos 20 años, y a pesar de la tendencia demográfica creciente, no se ha constatado la colonización de ninguna zona que previamente estuviera vacía). La pérdida de parches supone, además, un aumento del grado de aislamiento en las poblaciones remanentes. El grado de aislamiento en la especie conlleva una alteración en los patrones de dispersión, reduciéndose el intercambio de individuos entre poblaciones (Martín *et al.* 2008; capítulo 4 de esta Memoria). La reducción en las tasas de dispersión no sólo disminuiría la posibilidad de que tengan lugar “efectos de rescate” dentro de la metapoblación (Begon *et al.* 1988), sino que reduciría los mecanismos a través de los que la especie controla los niveles de endogamia de las poblaciones (Martín 2001). Además, presumiblemente una mayor distancia de dispersión llevaría también asociado un riesgo de mortalidad superior.

Finalmente, cualquier pérdida de hábitat implica una reducción permanente en la capacidad de carga global del sistema, por lo que reduce el hábitat potencialmente ocupable por la especie en el futuro, hipotecando las posibilidades de crecimiento de las poblaciones (ver la importancia de la colonización de nuevos parches más abajo).

Análisis de sensibilidad

A pesar de los buenos resultados que ofrece el coeficiente S_{prop} (Kohlmann *et al.* 2005) en la identificación de los parámetros más influyentes en el modelo, debido a que la relación entre algunos de los parámetros de entrada y la tasa de crecimiento de la metapoblación no es lineal, el análisis de sensibilidad mediante regresión resulta ser un método más correcto para estimar el impacto relativo de las entradas sobre los resultados del modelo (Hunter *et al.* 2000). No obstante, S_{prop} proporciona una forma rápida y menos costosa de evaluar la sensibilidad de los parámetros, que es válida si la relación para cambios del 10% en el parámetro y las salidas del modelo guardan una proporción similar entre parámetros a la obtenida al aumentar o disminuir la magnitud del cambio en el parámetro.

La supervivencia de los individuos reproductores se ha detectado con frecuencia como la tasa con mayor influencia en modelos de vertebrados con larga esperanza de vida, constituyendo un importante parámetro en los análisis

de sensibilidad (Hunter *et al.* 2000, Eberhardt 2002, Gaillard *et al.* 2003). La teoría predice mayores contribuciones de las fecundidades en la tasa de crecimiento de la población en aquellas especies de aves con un gran tamaño de puesta y altas tasas de mortalidad, mientras que la contribución de la supervivencia adulta sería mayor en especies con maduración retardada y que ponen pocos huevos (Saether *et al.* 1998). Esto parece contradecir los resultados obtenidos en nuestro análisis de sensibilidad, en los que el parámetro con un mayor impacto sobre la tasa de crecimiento resultó ser la supervivencia juvenil (por encima de la supervivencia adulta y de la fecundidad), a pesar de que la avutarda es una especie longeva (Glutz *et al.* 1973) en la que las productividades son bajas (capítulo 4). Sin embargo, cuando atendemos a la sensibilidad de las desviaciones de las tasas es la desviación en la supervivencia adulta, comparada con la desviación en la supervivencia juvenil, la que produce mayores cambios en la tasa de crecimiento metapoblacional. Aunque la tasa de crecimiento es más sensible a la variabilidad en la supervivencia adulta, la variación natural existente en las tasas de supervivencia de los ejemplares maduros es considerablemente inferior a la que soportan los individuos juveniles. Esto explica por qué, cuando en el análisis de sensibilidad la variación en las tasas se efectúa sobre el valor medio del parámetro en lugar de sobre su rango de variabilidad, sí que resulte ser la supervivencia adulta el parámetro que ostenta una mayor repercusión sobre el crecimiento de la metapoblación.

La sensibilidad de una tasa demográfica se relaciona de forma negativa con la variabilidad temporal existente en dicha tasa (Saether *et al.* 2000), de este modo, mientras que la supervivencia de los jóvenes resulta altamente variable, la de los adultos lo es bastante menos, siendo este patrón aparentemente independiente de las principales causas próximas de mortalidad y ocurriendo en diferentes taxones, en diferentes continentes y en diferentes ambientes (Gaillard *et al.* 1998, Eberhardt 2002, capítulo 5 de la presente Memoria). Esta relación parece ser fruto de la selección natural, que favorece una reducción en la varianza de las tasas más sensibles (Saether & Bakke 2000).

Obviamente, debido al sistema poligínico de la especie, la tasa de crecimiento metapoblacional es claramente más sensible a la supervivencia y la fecundidad del sexo femenino en comparación con las tasas que presentan los ejemplares del sexo masculino. Esto explica por qué, a pesar de la elevada proporción de sexos detectada en las poblaciones madrileñas en comparación con otras mejor conservadas (capítulo 4 de esta memoria), no parece haber unas repercusiones negativas claramente visibles en la dinámica de la metapoblación (aunque un menor número de machos reproductores disponible suponga una reducción en la variabilidad genética existente; consultar el capítulo 8 siguiente para ver cuáles son los efectos de la endogamia en la viabilidad de la metapoblación).



La diferente variabilidad y sensibilidad de las tasas de supervivencia adultas y juveniles tiene importantes consecuencias para el manejo de las poblaciones. Aprovechando que la variabilidad natural existente en la supervivencia juvenil es mayor, la gestión deberá ir encaminada a desarrollar mejoras en el medio que incrementen las probabilidades de supervivencia juveniles, pero se deberá minimizar cualquier factor artificial que implique una mortalidad adulta por encima de los niveles naturales existentes en la especie. Además, las medidas deberían ir dirigidas con especial énfasis al sector femenino de la población.

Estocasticidad del sistema

En ausencia de estocasticidad ambiental el balance determinístico de la metapoblación también es positivo y muy similar al observado cuando la variabilidad está presente. Cuando las fecundidades de las especies son bajas y las esperanzas de vida largas, es esperable una susceptibilidad mínima de las poblaciones a la variación ambiental (Miller & Lacy 2003). Como la estocasticidad demográfica encontrada resultó ser baja, y la estocasticidad ambiental tuvo también un escaso efecto, no es de extrañar la poca repercusión que la inclusión de los procesos estocásticos tiene en las predicciones futuras de la población. No obstante, la existencia futura de años de “buena” productividad como el de 1997, es fundamental para la persistencia de las poblaciones, pues prácticamente reduce a la mitad el riesgo de declive propuesto.

Sin embargo, y a pesar del tamaño aparentemente grande que presentan las diferentes poblaciones locales del sistema (en términos demográficos de número de individuos), en presencia de un hábitat limitante las poblaciones de menor tamaño son lo suficientemente pequeñas como para sufrir los efectos negativos de la estocasticidad demográfica, con el consiguiente aumento del riesgo de declive global de la metapoblación. Esto hace que las poblaciones locales tampoco estén libres de sufrir una denso-dependencia inversa. La existencia de efectos de Allee no se ha demostrado en poblaciones de esta especie, pero el patrón de atracción coespecífica observado (ver párrafos más abajo) y el sistema complejo de apareamiento existente en la avutarda, hacen pensar que este tipo de fenómenos puedan producirse en las poblaciones de menor tamaño, incrementándose así los riesgos de declive o extinción. Dichos efectos también pueden producirse si la fragmentación del hábitat que actualmente sufre el área de estudio conduce a la subdivisión de las poblaciones locales originales, dando lugar a grupos pequeños de individuos que vean comprometida su supervivencia como consecuencia de estos efectos de denso-dependencia inversa.

Factores artificiales de mortalidad

La asunción hecha en el escenario básico de una ausencia de crecimiento no restringido por la capacidad de carga no es realista, pero nos permite evaluar cuál sería la tasa de crecimiento si el hábitat no constituyera una limitación, de manera que se pueda determinar así la existencia de otros factores que estén controlando el crecimiento de las poblaciones. Los PVA sólo identifican las causas del declive de las poblaciones en raras ocasiones, aunque permiten explorar la importancia relativa de diversos factores sobre los riesgos de extinción (Reed *et al.* 2002, Bretagnolle *et al.* 2004). De acuerdo con nuestros análisis, la elevada mortalidad artificial existente en nuestro área de estudio (en comparación con otras poblaciones en otras regiones: Martín *et al.* 2007) limita el crecimiento de la metapoblación. La colisión contra tendido es el factor más importante de todos los evaluados en la determinación de la persistencia de la metapoblación. Su eliminación de la mortalidad natural que experimentan las avutardas de nuestro estudio supondría un crecimiento constante durante los próximos 50 años (en ausencia de una capacidad de carga restrictiva) impidiendo que el número de efectivos de la población se estabilizara hasta 50 años después de lo que lo haría si las tasas de mortalidad existentes fueran las actuales. Debido a la diferente sensibilidad en las tasas de supervivencia del segmento juvenil y adulto de la población que describíamos antes, la muerte por colisión de los jóvenes supone un descenso en la probabilidad de declive de las poblaciones despreciable, si se lo compara con el producido por la población adulta.

Un efecto similar, aunque de una magnitud considerablemente inferior, es el que produce la incidencia de la caza furtiva sobre las poblaciones de estudio. Su erradicación, especialmente de la población adulta, también prolonga el tiempo hasta la estabilización del tamaño poblacional, lo que explica su efecto positivo sobre el riesgo de declive. No obstante, y a pesar de las simplificaciones realizadas en los modelos que constituyen este trabajo, la incidencia de la colisión contra tendidos así como la caza, no es homogénea a lo largo del rango espacial que ocupa la metapoblación. De este modo, en *Valdetorres-Camarma*, *Pinto* y *Campo Real*, la densidad de líneas eléctricas que atraviesan zonas con presencia actual de la especie es bastante mayor que las que aparecen en otras zonas como *Fuentidueña* y *Estremera*. Además, dentro de cada zona la mortalidad tampoco es homogénea espacialmente. Esto supone la necesidad de identificar aquellas líneas eléctricas que resultan potencialmente peligrosas para la especie por su cercanía a poblaciones ya establecidas, y especialmente detectar aquellas en las que existe un riesgo real, constatado a través de la recogida de animales muertos, que atraviesan áreas que las avutardas emplean en sus desplazamientos diarios, dispersivos o estacionales. En estas líneas eléctricas será prioritario el desarrollo de medidas de



eliminación (por modificación de su trazado o por enterramiento de la misma), o en su defecto de mitigación de la mortalidad mediante señalización apropiada (Ferrer & Janss 1999) aunque siempre teniendo en cuenta que la mitigación nunca supondrá una desaparición completa de la mortalidad producida por la línea en cuestión (datos propios).

Caza legal

De acuerdo con los resultados de los modelos, y debido al grado de poliginia asumido, a diferencia del claro efecto negativo que tendría una mortalidad artificial adicional de hembras en la persistencia de las poblaciones una caza selectiva de machos adultos no tendría importantes repercusiones demográficas en la evolución futura de la metapoblación. Sin embargo, la caza selectiva de machos conlleva dificultades. Por un lado, los sexos sólo son claramente diferenciables en el campo por gente no experta durante el período de cortejo, en el que los machos adultos desarrollan un vistoso plumaje nupcial que los distingue inconfundiblemente de sus compañeras (y que exhiben desde el mes de enero hasta principios del verano, en contraste con la temporada de caza, que se inicia en el mes de octubre). Por otra parte, aunque no se produjera la muerte accidental de hembras, la caza de machos conllevaría molestias también a éstas pues ambos sexos, aunque segregados en bandos, ocupan las mismas áreas. Además, dicha extracción sólo podría realizarse en las poblaciones de mayor tamaño (las más pequeñas como *Pinto-Torrejón* y *Fuentidueña-Estremera* sólo tienen 60 y 30 machos, respectivamente) y son precisamente estas poblaciones locales de mayor tamaño (*Valdetorres*, *Daganzo-Camarma*, *Campo Real*) las que presentan tasas de crecimiento cercanas o inferiores al equilibrio, así como las desviaciones mayores en la razón de sexos. Finalmente, el éxito reproductor está enormemente sesgado entre los machos de la especie, monopolizando sólo unos pocos machos la práctica totalidad de las hembras (Magaña 2007). Una disminución en los machos reproductores puede, de este modo incrementar considerablemente la consanguinidad existente en las poblaciones, con todos los efectos negativos que esto conlleva (Allendorf & Ryman 2002). Sin embargo, RAMAS-GIS no permite incorporar en sus simulaciones de una forma sencilla los efectos negativos de la endogamia en sistemas que simulan dos sexos. Este factor sí que se ha evaluado en el capítulo siguiente, a través de modelos basados en el programa VORTEX (ver capítulo 8 de esta Memoria para una discusión en mayor profundidad sobre este tema).

Validación del modelo y atracción coespecífica

Ningún modelo es una descripción perfecta de la realidad, sin embargo, probar la validez de un PVA puede servir para identificar las limitaciones en la precisión del modelo, y determinar cuándo sus predicciones son fiables como herramienta de conservación (McCarthy *et al.* 2001b). Con los escenarios de dispersión propuestos, basados en el conocimiento previo sobre las decisiones de dispersión de la especie (Martín 2001, Alonso *et al.* 2001, Martín *et al.* 2007) se ha conseguido una calibración aceptable del modelo, que permite reflejar el comportamiento real del sistema de forma suficientemente precisa como para poder hacer inferencias acerca de su funcionamiento.

El modelo de dispersión que mejor ajusta los datos apoya la hipótesis de la atracción coespecífica (capítulo 4, 5 y 6; Alonso *et al.* 2004). La tendencia a la agregación de la especie en zonas donde previamente existía presencia de coespecíficos no sólo se ha observado en poblaciones españolas, sino también en avutardas portuguesas (Pinto *et al.* 2005), por lo que parece tratarse de un patrón que es inherente a la especie, independientemente de la población de estudio. La presencia de coespecíficos puede ser usada por los individuos dispersantes como una fuente de información sobre la calidad del hábitat (Doligez *et al.* 2002, Sergio & Porteriani 2005, Ahlering & Faaborg 2006). De esta forma, se reducirían los costes de búsqueda, de establecimiento y de efectos de Allee (Greene & Stamps 2001). Esto resulta especialmente útil cuando se trata de individuos jóvenes en dispersión, que tienen menos experiencia en identificar un hábitat adecuado para la reproducción (Muller *et al.* 1997, Parker *et al.* 2005). La atracción coespecífica también puede ayudar a aumentar el éxito de emparejamiento, de manera que si un macho se establece cerca del territorio de otro macho, aún siendo subordinado, aumenta sus probabilidades de reproducción, especialmente en sistemas de apareamiento en los que el éxito reproductor está tan sesgado entre los machos como es el caso del *lek* (Höglund & Alatalo 1995)

Sin embargo, el patrón de atracción coespecífica, que evolutivamente debe de haber surgido para facilitar el emparejamiento en esta especie con sistema reproductivo complejo así como para promover la elección del mejor destino por parte de los jóvenes dispersantes, puede resultar contraproducente si los individuos abandonan zonas con mejores condiciones ambientales para establecerse en poblaciones con peor calidad del hábitat, y donde elevadas densidades de población pueden tener efectos negativos. Este fenómeno parece estar teniendo lugar en la población de *Valdetorres-Camarma*, donde los individuos se concentran a pesar de las menores fecundidades y las mayores tasas de mortalidad existentes (reflejadas en el mayor sesgo en la proporción de sexos de esta población).



Recolonización

La expansión del área de distribución tiene lugar en poblaciones en crecimiento en otras especies (Pyare *et al.* 2004). A pesar de que el efecto de la atracción coespecífica reduce enormemente las capacidades colonizadoras de la especie (como demuestra el que en los últimos 20 años no se haya producido la ocupación o recolonización de ningún zona en el área de estudio), a medida que el número de ejemplares vaya aumentando, y la metapoblación se aproxime a su capacidad de carga (siempre y cuando los niveles de mortalidad artificial existentes sigan permitiendo un crecimiento positivo de las poblaciones), es esperable que la aparición de efectos negativos producidos por las altas densidades poblacionales conduzcan la colonización de áreas que actualmente permanecen vacías.

Hasta la fecha esta situación no se ha producido, y la especie tan sólo ha ampliado su área de distribución en las poblaciones locales con mayor número de ejemplares (*Valdetorres-Talamanca*, *Daganzo-Camarma*) ocupando zonas en las que no se habían observado ejemplares previamente o se avistaban allí de manera ocasional. Por lo tanto, el crecimiento espacial de la metapoblación parece tener lugar, actualmente, a través de un proceso de "difusión pasiva" que estaría produciéndose como consecuencia del aumento en los efectivos poblacionales. Si en el futuro la colonización de nuevas áreas con hábitat adecuado que actualmente permanecen vacías tuviera lugar, nuestros resultados indican que dicha colonización, conduciría a una disminución considerable en el riesgo de declive de la metapoblación (entre un 20-50%, dependiendo de que se considere la existencia de una pérdida futura de hábitat o no).

Incertidumbres en los parámetros y la estructura del modelo

Los modelos en general, y los nuestros en particular, no están exentos de cierto grado de incertidumbre en su estructura y en las estimas de sus parámetros (Akçakaya & Raphael 1997, Coulson *et al.* 2001, McCarty *et al.* 2001a). Existen claros indicios de que las productividades estimadas para la población de *Pinto-Torrejón* puedan estar siendo sobrevaloradas (si atendemos a la serie de censos primaverales existente). Muchas de las hembras de esta población abandonan el área de *lek* en primavera-verano para criar, de manera que durante el censo de septiembre es necesario asumir que las fecundidades observadas en la submuestra de hembras presente en el área reproductora durante este mes es representativa de todas las hembras de esta población. Sin embargo, muchas de las hembras que no permanecen en el área reproductora durante el verano regresan sin pollos la siguiente primavera. La situación debe

producirse a la inversa en *Valdetorres-Camarma*, donde existe constancia de que algunas de las hembras acuden a lugares relativamente alejados de las zonas reproductoras para nidificar y criar a los pollos (datos derivados de ejemplares radiomarcados) lo que podría estar contribuyendo a producir infraestimas de la productividad real en este parche, en especial si lo que motiva dicho alejamiento es evitar la competencia con otras familias por los lugares de cría, de manera que en zonas apartadas del *lek*, la menor densidad de hembras supondría una mayor disponibilidad de recursos para los pollos y unas productividades mayores que las cuantificadas en las cercanías del área reproductora. Atendiendo a esto la tasa de crecimiento de *Valdetorres-Camarma* en ausencia de dispersión debe ser superior a la estimada, mientras que en *Pinto-Torrejón*, dicha tasa debe tener en realidad un valor inferior (lo que explicaría los desajustes existentes entre los efectivos observados y los simulados por los modelos en estas dos poblaciones).

Por otra parte, la información de la estructura genética de la metapoblación disponible, basada en haplotipos de ADN mitocondrial, muestra la existencia de un aislamiento demográfico en lo que respecta al sexo filopátrico (el femenino), entre las poblaciones del sur (*Pinto-Torrejón*, *Fuentidueña* y *Estremera*) y aquellas situadas más al norte (*Valdetorres-Camarma* y *Campo Real*) (Martín 2001, Martín *et al.* 2002). De acuerdo con estos datos nuestro modelo estaría sobrestimando la dispersión de hembras desde estas poblaciones del sur hacia *Valdetorres-Camarma* y *Campo Real*. La muestra más abundante de hembras marcadas en *Valdetorres-Camarma* permite observar que dos de los ejemplares marcados que sobrevivieron hasta la edad adulta se establecieron como reproductores en poblaciones de Toledo, fuera de la actual área de estudio. De este modo, la asunción de un sistema metapoblacional cerrado sería una simplificación que no se está cumpliendo realmente en el área de trabajo. Si el sistema no es cerrado, un balance nulo entre las entradas de individuos y las salidas, podría explicar por qué los resultados demográficos obtenidos con el modelo de dispersión propuesto (efectos de rescate en las poblaciones del norte desde las poblaciones del sur) son coherentes con el comportamiento real del sistema. De este modo, la probabilidad de dispersión de los individuos nacidos en *Pinto-Torrejón* y en *Fuentidueña-Estremera*, debido a su proximidad geográfica, sería mayor hacia poblaciones toledanas cercanas (y con altas densidades de avutardas) que hacia *Valdetorres-Camarma* o *Campo Real*, mientras que la entrada de individuos a la metapoblación desde Guadalajara, Toledo, o incluso Segovia (Palacín 2007), iría dirigida hacia las poblaciones locales con mayor número de coespecíficos (*Valdetorres-Camarma*). Sin embargo, la dirección y la magnitud de este posible flujo con el exterior se desconoce por el momento.

Por tanto, aunque esto puede tener importantes implicaciones a nivel genético (ver capítulo 8 a continuación), a efectos demográficos y de acuerdo



con la calibración efectuada del modelo, las entradas y salidas de individuos deben estar bastante compensadas, de manera que los escenarios simulados siguen siendo perfectamente válidos para contestar a las preguntas sobre la dinámica del sistema planteadas en este trabajo.

Estudios futuros de la especie con microsatélites basados en ADN nuclear en el área de estudio y en otras poblaciones de alrededor, así como una mayor muestra de ejemplares marcados en poblaciones de fuera de la ZEPA n°139, podrán arrojar luz sobre los patrones de dispersión existentes desde o hacia el exterior de la metapoblación.

BIBLIOGRAFÍA:

- Ahlering, M. A. & Faaborg, J. 2006. Avian habitat management meets conspecific attraction: if you build it, will they come? *Auk* 123(2): 301-312.
- Akçakaya, H.R. 1991. A method for simulating demographic stochasticity. *Ecological Modelling* 54:133-136.
- Akçakaya, H. R. & Atwood, J. L. 1997. A Habitat-Based Metapopulation Model of the California Gnatcatcher. *Conservation Biology* 11 (2): 422-434.
- Akçakaya, H. R. & Raphael, M. G. 1998. Assessing human impact despite uncertainty: viability of the northern spotted owl metapopulation in the northwestern USA. *Biodiversity and Conservation* 7: 875-894.
- Akçakaya, H. R. 2000. Viability analyses with habitat-based metapopulation models. *Popul. Ecol.* 42: 45-53.
- Akçakaya H.R. & P. Sjögren-Gulve. 2000. Population viability analysis in Conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins* 48:9-21.
- Akçakaya, H. R., Ferson, S., Burgman, M. A., Keith, D. A., Mace, G. M. & Todd, C. R. 2000. Making Consistent IUCN Classifications under Uncertainty. *Conservation Biology* 14(4): 1001-1013.
- Akçakaya, H. R. 2002. Estimating the variance of survival rates and fecundities. *Animal Conservation* 5: 333-336.
- Akçakaya, H. R., Radeloff, V. C., Mladenoff, D. J. & He, H. S. 2004a. Integrating Landscape and Metapopulation Modeling Approaches: Viability of the Sharp-tailed Grouse in a Dynamic Landscape. *Conservation Biology* 18(2): 526-537.

- Akçakaya, H.R., Burgman, M. A., Kindvall, O., Wood, C. C. Sjögren-Gulve, P. Hatfield, J. S. & McCarthy, M. A. (eds.). 2004b. *Species Conservation and Management. Case studies*. Oxford University Press. Nueva York.
- Akçakaya, H. R. 2005. *RAMAS GIS: Linking Spatial Data with Population Viability Analysis (version 5.0)*. Applied Biomathematics. Setauket. Nueva York.
- Allee, W. C. A., Emerson, O., Park, T. & Schmidt, K. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Saunders. Filadelfia.
- Allendorf, F. W. & Ryman, N. 2002. The Role of Genetics in Population Viability Analysis. En: Beissinger, S. R. & McCullough, D. R. (eds.). *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press. Chicago.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2003. Distribution, size and recent trends of the great bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola* 50 (1): 21-29.
- Alonso, J.C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. & Lane, S. J. 2004. Distribution dynamics of a great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiversity and Conservation* 13: 1659-1674.
- Amarasekare, P. 1998. Allee Effects in Metapopulation Dynamics. *The American Naturalist* 152 (2): 298-302.
- ASTM, 1984. *Standard Practice for Evaluating Environmental Fate Models of Chemicals*. Designation E978-84. American Society of Testing Materials. Filadelfia.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona.
- Beissinger, S. R. 1995. Modeling extinction in periodic environments: Everglades water levels and Snail Kite population viability. *Ecological Applications* 5: 618-631.
- Beissinger, S. R. & McCullough, D. R. 2002. *Population viability analysis*. Univ. of Chicago Press. Chicago.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 481-506.



- Bretagnolle, V., Inchausti, P., Seguin, J. F. & Thibault, J. C. 2004. Evaluation of the extinction risk and of conservation alternatives for a very small insular population: the bearded vulture *Gypaetus barbatus* in Corsica. *Biological Conservation* 120: 19-30.
- Brook, B. W., Lim, L., Harden, R. & Frankham, R. 1997. Does population viability analysis software predict the behaviour of real populations? A retrospective study on the Lord Howe Island woodhen *Tricholimnas sylvestris* (Sclater). *Biol. Conserv.* 82: 119-128.
- Brook, B. W., Cannon, J. R., Lacy, R. C., Mirande, C. & Frankham, R. 1999. Comparison of the population viability analysis packages GAPPS, INMAT, RAMAS and VORTEX for the whooping crane (*Grus Americana*). *Animal Conservation* 2: 23-31.
- Brook, B. W., O'Grady, J. J., Chapman, A. P. *et al.* 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385-387.
- Brook, B. W., Burgman, M. A., Akçakaya, H. R., O'Grady, J. J. & Frankham, R. 2002. Critiques of PVA ask the wrong questions: throwing the heuristic baby out with the numerical bath-water. *Conservation Biology* 16: 262-263.
- Burgman, M., Ferson, S. & Akçakaya, H. R. 1993. *Risk Assessment in Conservation Biology*. Chapman and Hall. Nueva York.
- Burgman, M. A. & Possingham, H. P. 2000. Population viability analysis for conservation: the good, the bad and the undescribed. En: Young, A. G. & Clarke, G. M. (eds.). *Genetics, demography, and viability of fragmented populations*: 97-112. Cambridge University Press. Cambridge.
- Collar, N.J., Crosby, M.J. & Stattersfield, A.J. 1994. *Birds to Watch 2. The World List of Threatened Birds* BirdLife International. Page Bros (Norwich) Ltd, U.K.
- Corine Land Cover (CLC1990) 250m. Agencia Europea de Medio ambiente (EEAA, <http://www.eea.europa.eu>)
- Corine Land Cover (CLC2000) vector para España. Fuente: CNIG (2004). Agencia Europea de Medio ambiente (EEAA, <http://www.eea.europa.eu>)
- Corine land cover changes (CLC1990-CLC2000) vector para España. Fuente: CNIG (2004). Agencia Europea de Medio ambiente (EEAA, <http://www.eea.europa.eu>)

- Coulson, T., Mace, G., Hudson, E. & Possingham, H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *TREE* 16(5): 219-221.
- Courchamp, F. Clutton-Brock, T. & Grenfell, B. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *TREE* 14(10): 405-410.
- Cross, P. & Beissinger, S. R. 2001. Using Logistic Regression to Analyze the Sensitivity of PVA Models: a Comparison of Methods Based on African Wild Dog Models. *Conservation Biology* 15 (15): 1335-1346.
- Domínguez, L. & Vigal, C.R. 1982. Sobre la situación actual de la avutarda (*Otis tarda*) en la provincia de Madrid. *II Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados*: 153-157. Cáceres.
- Dunning, J. B., Stewart, D. J., Danielson, B. J., Noon, B. R., Root, T. L., Lamberson, R. H. & Stevens, E. E. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* 5 (1): 3-11
- Eberhardt, L. L. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. 2002. *Ecology* 83(10), 2841-2854.
- Ferrer, M. & Janss, G. 1999. *Aves y líneas eléctricas. Colisión, Electrocutación y Nidificación*. Quercus. Madrid.
- Fieberg, J. & Ellner, S. P. 2000. When is it meaningful to estimate an extinction probability? *Ecology* 81: 2040-2047.
- Gaillard, J. M. & Yoccoz, N. G. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84(12): 3294-3306.
- Gilpin, M. E. & Soulé, M. E. 1986. Minimum viable populations : processes of species extinction. En : Soulé, E. (ed.). *Conservation biology : the science of scarcity and diversity*: 19-34. Sinauer Associates, Sunderland. Massachusetts.
- Glutz U.N., Bauer K.M. & Bezzel E. 1973. *Handbuch der Vo"gel Mitteleuropas*. Vol. 5. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt.
- Grimm, V., Frank, D. & Jeltsch, F. *et al.* 1996. Pattern-oriented modelling in population ecology. *Sci. Total Environ.* 183: 151-166.
- Greene, C., Stamps, & M. J. A. 2001. Habitat Selection at Low Population Densities. *Ecology* 82 (8): 2091-2100.



- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- Greenwood, P. J. & Harvey, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1-21.
- Harris, R. B., L. H. Metzgar, & C. D. Bevins. 1986. *GAPPS: generalized animal population projection system*. Version 3.0. Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, Missoula. Montana.
- Harris, R. B., Shaffer, M. L. & Maguire, L.A. 1987. Sample Sizes for Minimum Viable Population Estimation. *Conservation Biology* 1 : 72-76.
- Henle, K., Sarre, S. & Wiegand, K. 2004. The role of density regulation in extinction processes and population viability analysis. *Biod. Cons.* 13: 9-52.
- Höglund, J. & Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press. Princeton.
- Hunter, C. M., Moller, M. & Fletcher, D. 2000. Parameter uncertainty and elasticity analyses of a population model: setting research priorities for shearwaters. *Ecological Modelling* 134: 299-323.
- Inchausti, P. & Bretagnolle, V. 2005. Predicting short-term extinction risk for the declining Little Bustard (*Tetrax tetrax*) in intensive agricultural habitats. *Biological Conservation* 122: 375-384.
- Jager, H. I. & King, A. W. 2004. Spatial Uncertainty and Ecological Models. 2004. *Ecosystems* 7: 841-847
- Kelly, M. J. & Durant, S. M. 2000. Viability of the Serengeti Cheetah Population. *Conservation Biology* 14(3): 786-797.
- Kindvall, O. 2000. Comparative precision of three spatially realistic simulation models of metapopulation dynamics. *Ecol. Bull.* 48: 101-110.
- Kohlmann, S. G., Schmidt, G. A. & Garcelon, D.K. 2005. A population viability analysis for the Island Fox on Santa Catalina Island, California. *Ecological Modelling* 183:77-94.
- Lacy, R. C. 1993. VORTEX: a computer simulation model for Population Viability Analysis. *Wildlife Research* 20: 45-65.

- Lane, S.J., Alonso, J.C. & Martín, C.A. 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology* 38: 193-203.
- Li, B. L. 1995. Stability analysis of a nonhomogeneous Markovian landscape model. *Ecological Modelling* 82(3): 247-256.
- Lindenmayer, D. B. & Possingham, H. P. 1994. *The risk of extinction: ranking management options for Leadbeater's possum using population viability analysis*. Centre for Resource and Environmental Studies, The Australian National University. Canberra.
- Lindenmayer, D. B. & Lacy, R. C. 1995. Metapopulation viability of Leadbeater's Possum, *Gymnobelideus leadbeateri*, in fragmented old growth ash forest. *Ecological Applications* 5: 183-199.
- Lindenmayer, D. B. & Possingham, H. P. 1996. Ranking conservation and timber management options for Leadbeater's possum in southeastern Australia using population viability analysis. *Cons. Biol.* 10: 235-251.
- Lindenmayer, D. B., Lacy, R. C. & Pope, M. L. 2000. Testing a simulation model for population viability analysis. *Ecological Applications* 10 (2): 580-597.
- Lindenmayer, D. B. & Lacy, R. C. 2002. Small mammals, habitat patches and PVA models: a field test of model predictive ability. *Biological Conservation* 103: 247-265.
- Ludwig, D. 1996. Uncertainty and the assessment of extinction probabilities. *Ecological Applications* 6:1067-1076.
- Lopez, J. E. & Pfister, C. A. 2001. Local population dynamics in metapopulation models: implications for conservacion. *Conservation Biology* 15: 1700-1709.
- Magaña, M. 2007. *Comportamiento reproductivo de la Avutarda Común*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A. 2001. *Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Pitra, C. & Lieckfeldt, D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. *Proceedings Royal Society London B* 269: 119-125.



- Martín, C.A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2007. Sex-biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *Journal of Avian Biology* 38: 335-346.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J.A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2008. Natal dispersal in great bustards: the effect of sex, spatial isolation and social attraction *Journal of Animal Ecology* 77: 326-334.
- Matthews, F. & MacDonald, D. W. 2001. The sustainability of the common crane (*Grus grus*) flock breeding in Norfolk: insights from simulation modelling. *Biological Conservation* 100: 323-333.
- McCarthy, M. A., Burgman, M. A. & Ferson, S. 1995. Sensitivity analysis for models of population viability. *Biological Conservation* 73: 93-100.
- McCarthy, M. A., Burgman, M. A. & Ferson, S. 1996. Logistic sensitivity and bounds for extinction risks. *Ecological Modelling* 86: 297-303.
- McCarthy, M. A., Andelman, S. J. & Possingham, H. P. 2001a. Reliability of Relative Predictions in Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 17 (4): 982-989.
- McCarthy, M.A., Possingham, H. P., Day, J. R. & Tyre, A. J. 2001b. Testing the Accuracy of Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 15(4): 1030-1038.
- Miller, P. S., & Lacy, R. C. 2003. *VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9 User's Manual*. Apple Valley, MN: Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN).
- Mills, L. S., & P. E. Smouse. 1994. Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *American Naturalist* 144:412-431.
- Morales, B. M., Alonso, J. C. & Alonso, J. 2002. Annual productivity and individual female reproductive success in a Great Bustard *Otis tarda* population. *Ibis* 144: 293-300.
- Morris, W. F. & Doak, D. F. 2002. *Quantitative conservation biology. Theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates. Sunderland.
- Osborne, P. E.; Alonso, J. C. & Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use by great bustards in central Spain using GIS and remote sensing. *Journal of Applied Ecology* 38: 458-471.

- Owens, I. P. & Bennet, P. M. 2000. Ecological basis for extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. *PNAS* 97(22): 12144-12148.
- Palacín, C. 2007. *Comportamiento migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Peck, S. 2004. Simulation as experiment: a philosophical reassessment for biological modeling. *TREE* 19(10): 530-534.
- Pinto, M., Rocha, P. & Moreira, F. 2005. Long-term trends in great bustard (*Otis tarda*) populations in Portugal suggest concentration in single high quality area. *Biological Conservation* 124: 415-423.
- Possingham, H. P., Lindenmayer, D. B. & Norton, T. W. 1993. A framework for improved threatened species management using population viability analysis. *Pacific Conservation Biology* 1: 39-45.
- Possingham, H. P. & Davies, I. 1995. ALEX: A Model For The Viability Analysis Of Spatially Structured Populations. *Biological Conservation* 73(2): 143-150.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and populations regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- Pyare, S., Cain, S., Moody, D., Schwartz, C. & Berger, J. 2004. Carnivore re-colonisation: reality, possibility and a non-equilibrium century for grizzly bears in the Sougthern Yellowstone Ecosystem. *Animal Conservation* 7: 1-7.
- Reed, M. J. & A. P. Dobson, 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *TREE* 8: 253-256.
- Reed, J. M. 1999. The Role of Behaviour in recent Avian Extinctions and Endangerments. *Conservation Biology* 13(2): 232-241.
- RENATUR. 1982. *Censo Nacional de Avutardas*. ICONA.
- Saether, B.E., Engen, S., Islam, A., McCleery, R. & Perrins, C. 1998. Environmental Stochasticity and Extinction Risk in a Population of a Small Songbird, the Great Tit. *American Naturalist* 151(5): 441-450.
- Saether, B. E. & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81(3): 642-653.



- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31: 131-134.
- Shaffer, M. L. 1990. Population viability analysis. *Conservation Biology* 4: 39-40.
- Schtickzelle, N & Baguette, M. 2004. Metapopulation viability analysis of the bog fritillary butterfly using RAMAS/GIS. *Oikos* 104: 277-290.
- Stephens, P. A. & Sutherland, W. J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *TREE* 14(10): 401-405.
- Sokal, R. R. & Rolf, F. J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. (3rd edition). W. H. Freeman. Nueva York.
- Taylor, B. L. 1995. The reliability of using population viability analysis for risk classification of species. *Conservation Biology* 9: 551-558.
- Turner, M. G., Arthaud, G. J., Engstrom, R. T., Hejl, S. J., Liu, J., Loeb, S., McKelvey, K. 1995. Usefulness of Spatially Explicit Population Models in Land Management. *Ecological Applications* 5(1): 12-16.
- Von Neumann, J. 1996. *Theory of Self-Reproducing Automata*. University of Illinois Press, Illinois. Editado y completado por A. W. Burks.
- White, K. L. & Chaubey, I. 2005. Sensitivity Analysis, Calibration, and Validations for a Multisite and multivariable SWAT Model. *Journal of the American Water Resources Association (JAWRA)* 41(5):1077-1089.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández, A. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain. *Ecological Monographs* 68, 539-571.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández, A. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain. *Ecological Monograph*, 68: 539-571.
- Wiegand, T., Jeltsch, F., Hanski, I. & Grimm, V. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos* 100: 209-222.
- Wiegand, T., Revilla, E. & Knauer, F. 2004. Dealing with uncertainty in spatially explicit population models. *Biodiversity and Conservation* 13: 53-78.



Capítulo 8

Análisis de viabilidad de la metapoblación de avutardas de la Comunidad de Madrid. Un modelo basado en individuos como sistema experimental

INTRODUCCIÓN

Aunque los diversos programas para realizar Análisis de Viabilidad de Poblaciones (PVA, de acuerdo con sus siglas en inglés) proporcionan predicciones muy similares cuando se estandarizan los modelos, diferentes “software” para PVA pueden ofrecer resultados muy distintos (Brook *et al.* 2000). Es importante considerar con detenimiento qué modelo de PVA es más adecuado para un análisis particular (Lindenmayer *et al.* 1995a, Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000). Un programa de simulación basado en individuos (“individual-based model”) puede ser más apropiado a la hora de simular poblaciones que pueden reducirse a menos de 100 ejemplares, porque en situaciones semejantes, en un modelo basado en poblaciones (“matrix-based model”) no se pueden simular fluctuaciones en la disponibilidad de parejas o en la endogamia de forma precisa. Por eso en estos casos, los modelos que se basan en poblaciones subestimarían las probabilidades de extinción de las poblaciones de pequeño tamaño. Muchos de los procesos que amenazan de forma particular a las poblaciones pequeñas no están incluidos en todos los PVA. Estos procesos son particularmente importantes en especies con bajas tasas de crecimiento y sistemas sociales complejos (Lacy 2000a).

RAMAS-GIS permite incluir la estocasticidad, tanto demográfica como ambiental, dentro de la proyección de las poblaciones, siendo la estocasticidad demográfica un riesgo particularmente importante cuando se trata de poblaciones de pequeño tamaño (Lacy 2000a). La simulación de efectos de Allee, que también tiene lugar a bajas densidades poblacionales, y que afectan al éxito reproductor o a la supervivencia, también está incluida en RAMAS-GIS. Sin embargo, RAMAS no permite incorporar la reducción en la eficacia biológica (“fitness”) de los individuos como consecuencia de incrementos en la consanguinidad (depresión por endogamia) de una forma satisfactoria de acuerdo con las exigencias de la estructura de nuestro modelo (ver capítulo 7 de esta Memoria). Las especies con baja fecundidad como la avutarda son especialmente vulnerables a la depresión por endogamia porque pueden soportar menor depresión hasta que la tasa de crecimiento de la población se hace cero, y porque se recuperarán más lentamente de cuellos de botella poblacionales (Mills & Smouse 1994).

La mera persistencia a lo largo de un período de tiempo específico no es una buena definición de viabilidad para una población si las características genéticas y demográficas que ésta presenta han cambiado a lo largo de ese período, haciendo que la población no sea capaz de persistir mucho más allá. La depresión por endogamia no es necesaria para que la pérdida de variación genética afecte a la viabilidad de la población. La reducción de la variabilidad en sí misma, incluso sin reducción en la eficacia del individuo, puede ser suficiente para reducir la viabilidad de la población (Allendorf & Ryman 2002).

En un modelo basado en individuos el destino de cada individuo es modelado en la simulación, y el comportamiento y el destino de cada individuo (tasas de dispersión, supervivencia, reproducción), dependerá de su edad, sexo, localización, estatus social, etc (DeAngelis & Gross 1992). La ventaja de los modelos basados en individuos es que son incluso más flexibles que los estructurados ("matrix-based"), permitiendo incorporar factores genéticos, sociales y sistemas de emparejamiento de forma más sencilla que en otros modelos (Lacy 2000b). Pero también requieren una gran cantidad de información acerca de la especie de estudio. Por otra parte, los modelos basados en matrices tienden a infraestimar el riesgo de extinción de las poblaciones debido a la forma en la que se considera el efecto de la estocasticidad demográfica en la proporción de sexos (Brook *et al.* 2000).

En este capítulo desarrollaremos un modelo basado en individuos (Lomnicki 1999, Grimm & Railsback 2005) con el que explorar la dinámica de las poblaciones reproductoras de avutarda de la Comunidad de Madrid y áreas adyacentes. De nuevo se simularán las poblaciones en época reproductora (Matthews & McDonald 2001), momento en el que, debido a movimientos estacionales (Palacín 2007), se registran los efectivos máximos para la especie en el área de estudio (Martín 2001, Alonso *et al.* 2003, capítulo 4 de la presente Memoria). La información demográfica utilizada en la calibración del modelo será la misma empleada en el capítulo anterior (capítulo 7). Para la elaboración de estos modelos utilizaremos VORTEX (Lacy 1993a), por ser un programa de simulación para PVA basado en individuos que permite incorporar la variabilidad genética y los efectos de la depresión por endogamia en sus predicciones acerca de la persistencia de las poblaciones. Las distintas versiones del programa han sido empleadas en gran cantidad de estudios y en un amplio número de taxones (Zayed & Packer 2005, Brito & Figueredo 2003, Plissner & Haig 2000, Combreau *et al.* 2001, Matthews & McDonald 2001, Marmontel *et al.* 1997, Mills *et al.* 1996, Lindenmayer & Lacy 1995, Lacy 1993b, entre otros muchos), siendo uno de los programas más utilizados para realizar modelos de PVA (Lacy 2000a). Como se trata de un modelo basado en individuos, se simulará el comportamiento individual de cada ejemplar. El programa fue escrito originalmente para modelar las poblaciones de mamíferos y aves, por lo que resulta apropiado para nuestra especie de estudio. Además, las



características de la avutarda (larga esperanza de vida, baja fecundidad, poblaciones locales inferiores a 500 individuos, menos de 20 poblaciones simuladas y con un sistema de emparejamiento de tipo poligínico) hacen que VORTEX sea un modelo idóneo para la simulación de sus poblaciones (Miller & Lacy 2003).

Se reproducirán los mismos escenarios simulados en el capítulo previo, diseñados en RAMAS-GIS, que no incluían el hábitat de forma explícita. Al igual que en el capítulo 7 se evaluará la importancia relativa de las diferentes tasas vitales incluidas en el modelo, y se explorará la influencia en la persistencia futura de las poblaciones de la colisión contra tendido y la caza furtiva. En estos nuevos modelos se prestará especial atención a los factores que amenazan, con especial intensidad, a las poblaciones de pequeño tamaño (pérdida de variabilidad genética, estocasticidad demográfica y efectos de Allee; Lacy 2000a).

Con los escenarios explorados con VORTEX, junto con los anteriormente elaborados con RAMAS-GIS (capítulo 7) se discutirá cuáles son las mejores decisiones a tomar para garantizar la conservación de la avutarda en el área de estudio (capítulo 9 en esta misma Memoria).

MÉTODOLOGÍA

Se utilizó el programa VORTEX (versión 9.60; Miller & Lacy 2003) para desarrollar diversos modelos de PVA de las poblaciones locales reproductoras de avutarda que integran la metapoblación en la provincia de Madrid y alrededores. Este programa está disponible de forma gratuita en la siguiente dirección: <http://www.vortex9.org/vortex.html>, y el código fuente del modelo puede verse en el trabajo de Lacy (2000)b. VORTEX es un modelo de simulación estocástico y basado en el individuo (Miller & Lacy 2003) que modela la dinámica de las poblaciones como sucesos secuenciales y discretos (nacimientos, muertes, catástrofes...) que tienen lugar de acuerdo a probabilidades definidas. La probabilidad de cada uno de los sucesos se modela como variables constantes o aleatorias que siguen distribuciones específicas. Al igual que sucedía con RAMAS-GIS este programa permite incluir la variabilidad (tanto ambiental como demográfica) en el cálculo de las predicciones de las poblaciones (ver capítulo 7). VORTEX modela la estocasticidad demográfica determinando la ocurrencia de sucesos probabilísticos, como la reproducción, el tamaño de puesta, la determinación del sexo y la mortalidad, a través de un generador de números pseudo-aleatorios. Para cada suceso de vida, si el valor aleatorio extraído de una distribución específica está por encima de la probabilidad determinada por el usuario, se considerará que el suceso ha ocurrido, de manera que se simula un

proceso binomial. La estocasticidad ambiental se modela asignando a cada parámetro demográfico una distribución con media y desviación estándar que es especificada por el usuario. Las fluctuaciones anuales en las probabilidades de reproducción y mortalidad se modelan como distribuciones binomiales. La variación ambiental en la capacidad de carga se modela como una distribución normal.

Además de la variabilidad ambiental y demográfica (ver capítulo 7), de acuerdo con Shaffer (1981), existe una tercera fuente de variabilidad: la estocasticidad genética. La variabilidad genética puede afectar, al menos, de dos formas diferentes a la viabilidad de las poblaciones pequeñas: mediante la reducción en la eficacia biológica de los individuos, como resultado de la endogamia y, por otra parte, como consecuencia de la pérdida de diversidad debido a la deriva genética (Lacy 1997). La pérdida de variación genética en las poblaciones se simula en VORTEX a través de la transmisión de alelos de los padres a los hijos en un locus neutral (no seleccionado) hipotético. A cada animal al comienzo de la simulación se le asignan dos únicos alelos en el locus. Cada cría creada durante la simulación recibe aleatoriamente uno de los alelos de cada padre. VORTEX modela cuántos de los alelos originales permanecen en la población, la heterocigosidad media y la diversidad genética (o heterocigosidad esperada) relativa a los niveles iniciales. VORTEX, además, modela los coeficientes de endogamia para cada animal, y puede reducir la supervivencia juvenil de los animales consanguíneos para modelar los efectos de la depresión por endogamia. La depresión por endogamia se modela como una pérdida de la viabilidad de los animales consanguíneos durante su primer año de vida. El número de equivalentes letales por genoma diploide estima el número medio de alelos letales por individuo en la población como si todos los efectos deletéreos de la endogamia fueran debidos, enteramente, a los alelos letales recesivos. Una población en la que la depresión por endogamia sea un equivalente letal por genoma diploide puede tener un alelo recesivo letal por individuo, tener dos alelos recesivos por individuo (cada uno de los cuales le confiere una reducción del 50% en la supervivencia), o cualquier otra combinación de alelos deletéreos recesivos que iguale el efecto, con un alelo letal por individuo. VORTEX divide el efecto total de la endogamia (el total de equivalentes letales) en un efecto debido a alelos letales recesivos y a un efecto debido a *loci* en los que hay una ventaja de los heterocigotos (eficacia biológica superior de los heterocigotos en relación a todos los genotipos homocigotos). Para modelar los efectos de los alelos letales, cada fundador comienza con un único alelo letal recesivo (y un alelo dominante no letal) en los cinco *loci* modelados. Por muerte de los individuos homocigotos para los alelos letales, estos alelos pueden ser eliminados lentamente, por selección natural, durante las generaciones de una simulación. Esto disminuye las probabilidades de que los animales consanguíneos sean homocigotos para alelos letales en las siguientes generaciones. La ventaja de los heterocigotos se modeliza



especificando que la supervivencia de los juveniles está relacionada con la endogamia. Con una población mayor de 250 individuos (moderadamente grande), la endogamia sería un suceso raro y puede asumirse que no tiene efecto sobre la eficacia biológica (Miller & Lacy 2003).

Escenario básico

En la construcción de los modelos se utilizaron datos de los censos primaverales (en la época reproductora) y de productividad (en septiembre) del período 1998-2006, así como de individuos radiomarcados (ver capítulos 4 y 5), a partir de los cuales se derivaron los valores de cada una de las tasas demográficas y de sus desviaciones estándar (Tabla 8.1).

Estructura de la metapoblación

Basándonos en el conocimiento de la dinámica de las unidades que integran la metapoblación durante el período 1998-2006 (ver capítulo 4 de esta Memoria) se delimitaron seis poblaciones locales: *Valdetorres-Talamanca*, *Daganzo-Camarma*, *Campo Real*, *Pinto-Torrejón*, *Fuentidueña-Estremera* (incluyendo esta última los *leks* de *Estremera* y *Fuentidueña*, que quedaron separados en dos poblaciones diferentes en el capítulo previo) y *Aranjuez*.

Al inicio de la simulación la estructura de clases de edad siguió una distribución estable.

Sistema de emparejamiento

Se eligió un sistema de emparejamiento poligínico, en el que la edad media de primera reproducción para ambos sexos se fijó en 4 años (ver capítulo 7) y la edad máxima de reproducción se determinó en 30 (máxima edad conocida para una hembra en cautividad; Glutz *et al.* 1973).

El fuerte sesgo en el éxito reproductor, existente en el sexo masculino de la especie, se simuló limitando el número de machos adultos que potencialmente pueden reproducirse (sólo un 45% del total; Magaña 2007).

Tasas de natalidad

En el caso de VORTEX, para especies ovíparas puede hacerse el cálculo de los parámetros de las tasas reproductivas en el momento de la puesta, de la eclosión, de abandono del nido o cualquier otro estado de desarrollo para el que se puedan especificar los parámetros demográficos (Miller & Lacy 2003). Debido a que nuestros datos de productividad corresponden al mes de septiembre (cuando los pollos han alcanzado ya los 3-4 meses de edad), todas

las tasas reproductivas (porcentaje de hembras reproductoras, tamaño de familia) se corresponderán a las medidas en este momento del ciclo vital (Tabla 8.1). A pesar de no existir diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones en la productividad, se simularon diferentes porcentajes de hembras reproductoras (número de hembras que crían con éxito de entre aquellas que son maduras sexualmente) y de tamaño de familia (proporción de número de crías por hembra) en cada población local, basándonos en la información contenida en el capítulo 4 de la presente Memoria (Tabla 8.3). Al igual que se hizo en el capítulo 7, debido al carácter relativo de las medidas de productividad en el mes de septiembre y a la incapacidad para determinar el número de hembras adultas dentro de cada población, se utilizaron porcentajes de hembras reproductoras que produjeran una tasa de crecimiento determinístico positiva similar a la observada en la metapoblación durante el período de estudio (1,04), guardando las diferencias proporcionales entre distintas poblaciones locales. Las respectivas desviaciones estándar de las proporciones de hembras reproductoras así estimadas se calcularon a partir de los coeficientes de variación de las tasas relativas originales, y utilizando los nuevos valores medios estimados, tal y como se describe en el capítulo 7.

Al considerarse el comienzo del ciclo vital en septiembre (pollos con 3-4 meses de edad), la razón de sexos aplicada a las crías (que será la proporción encontrada en los pollos durante el mes de septiembre) es de 0,64 machos por hembra (media del período de estudio).

La diferencia existente en la productividad debida a las hembras más jóvenes (menores de 6 años) con respecto a las que alcanzan una edad igual o superior a 6 años, que presentan una tasa de fecundidad dos veces mayor que las primeras (Morales *et al.* 2002), se simuló en VORTEX introduciendo la siguiente función que modificaba los porcentajes de hembras reproductoras originales existentes en cada población local:

$$\text{Fecundidad} = A \geq 4 * (\% \text{ reproductoras}) + ((A > 5) * 2)$$

donde A es la edad y $\% \text{ reproductoras}$ es el número de hembras reproductoras de cada una de las poblaciones locales. De manera que la reproducción comienza a la edad de cuatro años, duplicándose la fecundidad a partir del 5 año de edad.



Tasas de mortalidad

Como en nuestra especie de estudio no se han observado diferencias significativas entre la mortalidad de los individuos dispersantes y la de los sedentarios (Martín 2001), a la posible mortalidad durante la dispersión se le asignará un valor nulo, incluyéndose la mortalidad durante la migración como una única tasa en la mortalidad específica de cada clase de edad (Tabla 8.1). Debido a que el mejor modelo de supervivencias calculado con MARK (ver capítulo 5 en esta Memoria) no encontraba diferencias interpoblacionales, se aplicaron las mismas tasas de mortalidad en todas las poblaciones locales. Por este motivo, sólo hay una tasa general para toda la metapoblación.

Se consideró que una población estaba extinta cuando sólo quedaban individuos de un sexo (debido al sistema poligínico de la especie y al pronunciado sesgo en la razón de sexos; ver capítulo 4).

Variabilidad ambiental

Puesto que la variabilidad demográfica resultó ser despreciable (capítulo 7), no se extrajo del total de la variabilidad de las tasas a la hora de simular la estocasticidad ambiental.

Al igual que en los modelos desarrollados anteriormente con RAMAS-GIS, se incluyó una “catástrofe” que simulaba los años de elevada productividad (que representan un extremo de la variabilidad ambiental). Esta “catástrofe” tuvo una periodicidad de diez años e incrementó las fecundidades en 4,2 veces su valor medio original.

Se consideró una ausencia de correlación entre la fecundidad y la supervivencia (ver capítulo 5) y se asumió la correlación espacial entre poblaciones en función de la distancia calculada en el capítulo 4, medida como una media de la correlación entre todos los pares de poblaciones.

Tabla 8.1. Valores de los parámetros de entrada utilizados en el escenario básico de VORTEX

<i>Parámetro</i>	<i>Valor</i>
Tipo de emparejamiento:	Poligínico
Edad de primera reproducción (machos)	4 años (es un valor medio)
Edad de primera reproducción (hembras) ^a	4 años (es un valor medio)
Edad máxima de reproducción	30 años ^c
Proporción de sexos (machos) en el nacimiento ^a	32%
Machos adultos potencialmente reproductores	45%
<i>Fecundidad</i>	
Tamaño de puesta máximo ^a	2
Tamaño de familia (hembras con 1 pollo) ^{a,b}	87,68
Tamaño de familia (hembras con 2 pollos) ^{a,b}	10,25
% hembras reproductoras ^{a,b}	54,17
D.E en el % de hembras reproductoras ^{a,b}	0,32
<i>Mortalidad</i>	
Juvenil (1 ^{er} año de vida) ^a (♂♂/ ♀♀)	0,55/ 0,49
2 años (♂♂/ ♀♀)	0,12/ 0,10
3-4 años (♂♂/ ♀♀)	0,15/ 0,12
Adulta > 4 años (♂♂/ ♀♀)	0,27/ 0,13
D.E. Mort. Juvenil (1 ^{er} año de vida) ^a (♂♂/ ♀♀)	0,33/ 0,36
D.E. Mort. 2 años (♂♂/ ♀♀)	0,21/ 0,18
D.E. Mort. 3-4 años (♂♂/ ♀♀)	0,20/ 0,17
D.E. Mort. Adulta > 4 años (♂♂/ ♀♀)	0,15/ 0,10
<i>Catástrofes</i>	
Correlación entre poblaciones (sin concordancia en la variabilidad de la reproducción y la supervivencia)	0,412

^a Se considera el momento de inicio ("nacimiento") en el mes de septiembre (pollos con 3-4 meses de edad). 32% representa la desviación con respecto a un valor de 50% que equivaldría a una relación 1:1 entre los sexos.

^b Se trata de valores medios para todas las poblaciones (ver Tabla 8.2)

^c Glutz *et al.* (1973)



Tasas de dispersión

Se consideraron como clases dispersantes los jóvenes de entre 1 y 4 años de edad de ambos sexos. Se calcularon las distancias entre pares de poblaciones locales como la distancia mínima entre los mínimos polígonos convexos que englobaban las localizaciones primaverales observadas durante 1998-2006 (Figura 4.1). Aplicando la función potencial para la distancia, calculada en el capítulo 4, se midieron las probabilidades de dispersión de las hembras. La proporción de machos dispersantes, de acuerdo con las poblaciones previamente delimitadas, son algo más de tres veces (3,125) las establecidas para las hembras. Estas diferencias sexuales se incorporaron en el modelo mediante una “función modificadora de la dispersión” de la siguiente forma:

$$D_{\delta}=D_{\phi}*(1+(2,125*(S=M)))$$

donde D_{δ} es la probabilidad de dispersión del sexo masculino, D_{ϕ} corresponde a la matriz de dispersión entre pares de poblaciones derivada de la función potencial (Tabla 8.2) y que representa las tasas de dispersión de las hembras, y S hace referencia al sexo: ‘ M ’ es masculino mientras que ‘ F ’ es femenino, teniendo ‘ M ’ un valor de 1 y ‘ F ’ siendo un valor nulo.

Capacidad de carga

Debido al desconocimiento de la capacidad de carga real del sistema, pero sabiendo que aún existen zonas dentro del área de estudio por ocupar (Capítulos 6 y 7), en el modelo básico se aplicaron capacidades carga elevadas que no supusieran grandes restricciones al crecimiento de las poblaciones. Estas capacidades de carga son las mismas empleadas en el escenario básico de los modelos desarrollados en el capítulo anterior (Tabla 7.4, capítulo 7). Se consideró la variabilidad en la capacidad de carga como nula, puesto que se asumió que la variación en la calidad del hábitat de la metapoblación se debía a factores determinísticos (pérdida de hábitat) y no estocásticos.

Tabla 8.2. Tasas de dispersión de hembras del modelo básico. Basadas en valores medios de dispersantes, estimados a partir de datos de radioseguimiento, y aplicando una función potencial inversa de la distancia entre pares de poblaciones. Las tasas de los machos son 3,125 veces superiores a las de las hembras (ver texto). En las filas se sitúan las poblaciones de origen, y en las columnas las de destino.

<i>% ♀♀ dispersantes</i>	<i>Valdetorres</i>	<i>Camarma</i>	<i>Campo Real</i>	<i>Pinto-Torrejón</i>	<i>Fuentidueña-Estremera</i>	<i>Aranjuez</i>
<i>Valdetorres</i>	-	9,54	2,89	1,61	1,06	0,26
<i>Camarma</i>	7,49	-	3,73	2,02	1,48	0,64
<i>Campo Real</i>	2,62	4,30	-	3,15	3,86	1,43
<i>Pinto-Torrejón</i>	1,84	2,95	3,99	-	2,16	4,43
<i>Fuentidueña-Estremera</i>	1,59	2,83	6,41	2,83	-	1,71
<i>Aranjuez</i>	0,52	1,63	3,18	7,75	2,28	-

Denso-dependencia

El modelo incluirá efectos de denso-dependencia positiva, ya que no considerará un crecimiento ilimitado de la población sino que, una vez superados los valores de capacidad de carga fijados, los individuos de la población local serán eliminados para mantener las poblaciones al nivel de capacidad de carga especificado. Por otra parte, se impidió la dispersión de jóvenes hacia aquellas poblaciones que ya había alcanzado esta capacidad de carga.

En el escenario básico no se simularán efectos de Allee o de denso-dependencia inversa (Allee 1949).

Endogamia

En este escenario básico tampoco se considerarán los efectos de depresión por endogamia.

**Tabla 8.3.** Valores de los parámetros de entrada del modelo básico que presentan diferencias entre poblaciones locales

<i>Parámetro</i>	<i>Valdetorres</i>	<i>Camarma</i>	<i>Campo Real</i>	<i>Pinto-Torrejón</i>	<i>Fuentidueña-Estremera</i>	<i>Aranjuez</i>
% hembras reproductoras	35,07	50,15	39,69	61,25	69,43	69,43
D. E. % hembras reproductoras	0,15	0,20	0,26	0,31	0,49	0,49
Tamaño de familia (hembras con 1 pollo)	91,5	93,1	95,8	92,7	76,5	88,9
Capacidad de Carga	1.500	1.500	620	1.500	1.500	150

Análisis de sensibilidad

Al igual que se hizo en el capítulo anterior, se evaluó la sensibilidad del modelo básico desarrollado a variaciones en los parámetros de entrada y en las asunciones del modelo. Con este análisis, se buscó medir la respuesta de la población (cambio en la tasa de crecimiento exponencial estocástica de la metapoblación – r –) cuando los parámetros del modelo se ven alterados (Kohlmann *et al.* 2005). Así se pretendía averiguar si el orden de importancia de los parámetros de entrada sobre el crecimiento de la metapoblación era dependiente del programa utilizado en la elaboración del modelo (al comparar en el capítulo 9 los resultados obtenidos en este capítulo con los procedentes del anterior, en el que se trabajó con RAMAS-GIS). Siguiendo la metodología aplicada en el capítulo previo, para así hacer comparables los resultados, la sensibilidad del modelo se evaluó a través de una “perturbación manual” y mediante regresión múltiple (Cross & Beissinger 2001, Hunter *et al.* 2000).

Se realizaron cambios del 10% proporcionales a la variabilidad de cada uno de los parámetros testados, pero también cambios del 10% del valor medio. Estos últimos sólo se llevaron a cabo en aquellas tasas que resultaron ser más sensibles de acuerdo con los cambios proporcionales a la variabilidad. Para la comparación del impacto de diferentes parámetros se utilizó S_{prop} , en el caso de la perturbación manual (Kohlmann *et al.* 2005, capítulo 7), y en el caso de la regresión múltiple, dicha comparación se realizó a través de coeficientes que midieran la incertidumbre de los parámetros. Estos coeficientes se calcularon como la diferencia entre la tasa de crecimiento de la población estimada, cuando el parámetro toma su valor máximo y su valor mínimo, en relación a la tasa de crecimiento predicha cuando todos los parámetros presentan su valor original medio (Hunter *et al.* 2000, capítulo 7). La regresión se realizó utilizando los valores resultantes para cada uno de los años de simulación del modelo básico como réplicas del análisis, y se incluyeron los términos cuadráticos de las

variables para evaluar la posible presencia de relaciones no lineales entre las entradas (tasas demográficas) y las salidas (tasa de crecimiento exponencial estocástica) del modelo.

Se modificaron las tasas de ambos sexos en conjunto porque, en la naturaleza, un cambio que afecte a la supervivencia de un sexo se asume que también afectará al otro (aunque la incidencia del factor sea cuantitativamente diferente en ambos sexos, ya que el modelo de supervivencia más parsimonioso es aditivo, ver capítulo 5). Sin embargo, para poder evaluar la diferencia producida por una diferente mortalidad entre sexos, también se probaron incrementos en las mortalidades de machos y hembras (adultos y jóvenes) por separado. Se distinguió la sensibilidad en la mortalidad juvenil (durante el primer año de vida de machos y hembras) y en la edad adulta (en los individuos de más de 4 años de edad) y además se determinó la sensibilidad de sus respectivas variabilidades ambientales (desviaciones estándar, D. E.). También se evaluó el impacto del número de hembras reproductoras existente en la metapoblación (y su variabilidad) así como del tamaño de familia existente.

Calibración del modelo

La calibración de las tasas dispersivas del modelo se realizó utilizando diferentes escenarios hipotéticos de dispersión, y comparando los resultados derivados de estos con los datos de tamaños de población observados durante el período de estudio, eligiendo el modelo que minimizaba el error entre los efectivos predichos y observados, siguiendo la misma metodología empleada en el capítulo previo (Wiegand *et al.* 1998, capítulo 7). Los escenarios de dispersión elegidos fueron similares a los utilizados en dicho capítulo:

- Escenario sin dispersión: utilizado para comprender las dinámicas de tipo fuente-sumidero (Pulliam 1988) que tienen lugar en la metapoblación.
- Escenarios de dispersión basados en la distancia geográfica entre pares de poblaciones locales: aplicando exclusivamente la función potencial inversa calculada en el capítulo 4.
- Escenarios de dispersión que incluyen la atracción coespecífica: haciendo la probabilidad de dispersión proporcional al número relativo de individuos residentes en la población de destino (multiplicando cada tasa por el tamaño de la población destino y dividiendo por el tamaño de población total de la metapoblación) y aplicando simultáneamente la función potencial inversa de la distancia.



Para ello se utilizó una nueva fórmula modificadora de la dispersión que se describe a continuación:

$$D_{\sigma} = \{ D_{\sigma}^* [1 + (2,125 * (S=M))] \} * \frac{NN(\text{destino})}{NN(\text{metapoblación})}$$

donde D_{σ} es la probabilidad de dispersión del sexo masculino, D_{σ}^* corresponde a la matriz de dispersión entre pares de poblaciones derivada de la función potencial (Tabla 8.2), y que representa las tasas de dispersión de las hembras, y S hace referencia al sexo: 'M' es masculino mientras que 'F' es femenino (teniendo 'M' un valor de 1 y 'F' siendo un valor nulo). NN representa el tamaño de población.

En estos dos últimos escenarios se probaron diferentes magnitudes de dispersión:

- Por un lado, se calculó el porcentaje medio de individuos dispersantes de acuerdo con la configuración de poblaciones definida previamente (un 48% en el caso de los machos) utilizando los datos disponibles de individuos radiomarcados. Estas tasas se aplicaron por igual a todos los pares de poblaciones locales.
- Puesto que la muestra de marcados estaba sesgada (el 73% de las hembras y el 85% de los machos fueron marcados en las poblaciones de *Valdetorres-Talamanca* y *Daganzo-Camarma*), se aplicaron los porcentajes de machos dispersantes para las poblaciones locales conocidas (46% en *Valdetorres*, 60% en *Daganzo-Camarma*) y se ensayaron dos nuevas tasas para el resto de poblaciones locales del 44 y el 88% respectivamente. En todos los casos las hembras representaron algo menos de 3 veces (3,125) la proporción de dispersantes del sexo masculino.

En la calibración del modelo no se incluyó la población de *Aranjuez*, para la que sólo hay datos desde el año 2004 (capítulo 4).

Validación

Con el fin de validar el PVA y así determinar la precisión con la que se modelan los procesos estocásticos en el análisis (McCarthy *et al.* 2001), al igual que se hiciera en el capítulo 7, se realizó una simulación de diez años, iniciando la proyección con el tamaño de población que se registró en el año 1988, y se comparó el último año simulado con los datos del censo de primavera de 1998. De este modo se garantizó la independencia entre los datos utilizados en la

calibración del modelo (1998-2006) y el período para el que se realizaba la predicción.

Para ponderar los errores entre los censos reales y las simulaciones la diferencia entre observados y predichos se expresó como una proporción del número total de individuos avistado en cada población.

Para la validación se emplearon también los datos de pollos contados en septiembre de 1998, que se correlacionaron con los derivados del modelo de simulación en cada una de las poblaciones locales mediante una correlación de Pearson. Cada sexo dentro de una población se consideró como una observación independiente. También se compararon los resultados de las proporciones de sexos encontradas en el censo de primavera de 1998 y las predichas por el modelo (capítulo 7).

En la validación, al igual que en la calibración, tampoco se incluyó la población de *Aranjuez*, que no se censó hasta el año 2004.

Otros escenarios

Se estudiaron las hipótesis acerca del funcionamiento del sistema desarrolladas en el capítulo previo utilizando RAMAS-GIS, para evaluar así los riesgos relativos de declive de la metapoblación estimados por un programa para la elaboración de PVA basado en individuos.

Pérdida de poblaciones

Para determinar la importancia dentro de la dinámica de la metapoblación de la pérdida de hábitat debida a diversos proyectos de construcción de infraestructuras (ver capítulos 4, 6 y 7), se suprimieron una a una las poblaciones de *Pinto-Torrejón*, *Fuentidueña-Estremera* y *Campo Real*, distribuyendo a sus ocupantes en las poblaciones locales de alrededor de acuerdo con la matriz de tasas de dispersión derivada del modelo calibrado. Este proceso se llevó a cabo mediante una suplementación de individuos en el resto de poblaciones locales que simulara una dispersión de los individuos de la población suprimida. Para ello se empleó la distribución determinística de sexos y clases de edad, así como el tamaño de población registrado en el año 10 de simulación. Para simular la desaparición de cada una de las poblaciones en el año de proyección 10 (año 2008) se implementó la siguiente función, que convertía la capacidad de carga del parche en 0 a partir de ese año:

$$K=K-((Y>10)*K)$$

donde K es la capacidad de carga de la población local en cuestión e Y el año de simulación.



Capacidad de carga limitante

Aunque el programa VORTEX no permite incluir de una forma explícita los efectos de la pérdida de hábitat como hacía RAMAS-GIS (ver capítulo 7), sí que facilita, a través de tendencias en las capacidades de carga, la inclusión de una fragmentación del medio en los modelos. De este modo, se simuló una pérdida futura de un 1% en cada año de simulación en la población de *Pinto-Torrejón* y un 0,3% en las poblaciones de *Valdetorres-Talamanca*, *Daganzo-Camarma* y *Campo Real*, partiendo de las capacidades de carga restrictivas derivadas del modelo espacial calculado en el capítulo 7 (Tabla 7.6) y de acuerdo con los resultados de la evolución espacial experimentada en las poblaciones según el modelo desarrollado en ese capítulo.

Intensidad del sesgo en el éxito reproductor de los machos

Aunque en el área de estudio la poliginia y el fuerte sesgo en el éxito reproductor de los machos de avutarda son un hecho constatado, la especie parece presentar flexibilidad en la intensidad de la poliginia, de acuerdo con los resultados procedentes de otras poblaciones de fuera de la Península Ibérica (Sterbetz 1981). Para simular el efecto de una variación en el grado de monopolización de las hembras por parte de los machos, se modelaron diferentes éxitos reproductores entre los machos, que representaban el doble y la mitad, respectivamente, del valor medio estimado conocido en la población de estudio (Magaña 2007) que fue el aplicado en el resto de escenarios.

Endogamia

Para modelar la depresión por endogamia son necesarios los valores derivados de observaciones en un gran número de especies, debido a las dificultades que implica obtener estimas razonable y adecuadas de depresión por endogamia en poblaciones naturales específicas. Por eso se utilizarán los datos calculados por Ralls *et al.* (1988), que estimaron el efecto de la depresión por endogamia en la supervivencia juvenil de 40 poblaciones de 38 especies de mamíferos diferentes, y que encontraron que la supervivencia disminuía con el aumento de la consanguinidad (Allendorf & Ryman 2002).

Se utilizó el modelo de la heterosis para simular la depresión por endogamia (Fielder & Jain 1992). En este modelo todos los homocigotos tienen una aptitud reducida en comparación con los heterocigotos. Esto afecta a la supervivencia de los jóvenes durante su primer año de vida, pero no al resto de tasas vitales. Como se desconoce la forma en la que la avutarda responde a los efectos de la endogamia se asumirá un valor medio de 3,14 equivalentes letales por genoma diploide, procedente del estudio llevado a cabo por Ralls *et al.*

(1988). Se realizaron también dos simulaciones más. Una primera, más optimista, en la que el valor de equivalentes letales utilizado fue de 0,9 (el cuartil inferior del estudio antes mencionado) y una última que incluyó el valor del cuartil superior (5,62). Estas simulaciones engloban los valores de equivalentes letales estimados en diversos estudios con poblaciones de aves (Keller 1998, Matthews & McDonald 2001).

Estos escenarios se compararon con el general, que no presentaba efectos de depresión por endogamia.

Efectos de Allee

Se investigó también el efecto sobre la persistencia de la metapoblación de una reducción en la proporción de hembras reproductoras, como consecuencia de efectos de Allee provocados a bajas densidades poblacionales (Amarasekare 1998, Courchamp *et al.* 1999, Stephens & Sutherland 1999). Estos efectos tienen altas probabilidades de ocurrir en nuestra especie de estudio, debido al sistema social complejo que presenta la avutarda. Para ello se generaron varios modelos en los que se simuló la presencia de dichos efectos. En estos modelos se simulaban, simultáneamente, por un lado los efectos negativos de una denso-dependencia directa (fruto de elevadas densidades de individuos que compiten por los recursos) y por otro, una denso-dependencia inversa, como consecuencia de una baja densidad poblacional (efectos de Allee).

Estas relaciones denso-dependientes se modelaron en VORTEX a través de una ecuación que especifica cuál es la proporción de hembras adultas que se reproducen en función del tamaño total de población. Dicha ecuación tiene la siguiente forma:

$$P(N) = \{P(0) - [P(0) - P(K)] \left(\frac{N}{K} \right)^B \} * \frac{N}{N + A}$$

donde $P(N)$ es el porcentaje de hembras que se reproducen cuando el tamaño de población es N , $P(K)$ es el porcentaje que se reproduce cuando la población ha alcanzado la capacidad de carga, y $P(0)$ es el porcentaje de hembras que se reproducen cuando la población está cercana a 0 (en ausencia de cualquier tipo de efecto de Allee). El exponente B es un número positivo que determina la forma de la curva, relacionando el porcentaje de hembras reproductoras y el tamaño de población. Si $B=1$, el porcentaje de hembras reproductoras varía linealmente con el tamaño de población. Si $B=2$, $P(N)$ es una función cuadrática de N . El término A define la magnitud del efecto de Allee (Miller & Lacy 2003).



Asumiremos que la baja fecundidad que experimenta la población de *Valdetorres* es fruto de una denso-dependencia directa y que, por tanto, 36% es el porcentaje de hembras reproductoras para la especie cuando se ha alcanzado la capacidad de carga $P(K)$. Utilizaremos un valor de B ($B=1,5$) que nos permita obtener un comportamiento lo más parecido al escenario básico utilizado. Para conseguir un mayor realismo, incluiremos restricciones de hábitat (capacidad de carga igual a la empleada en el escenario con “capacidad de carga limitante”). Además asumiremos que cuando la densidad es demasiado baja, en ausencia de efectos de Allee, las hembras reproductoras constituyen un 69% (un valor similar al que encontramos en nuestras poblaciones con fecundidades más elevadas). Con esta base se simularán dos escenarios diferentes en los que se expresarán o no los efectos de Allee ($A=0$ ó $A=1$), y que posteriormente se compararán.

Como los modelos que incluyen efectos de Allee no son exactamente equivalentes al escenario básico diseñado, el impacto relativo de estos efectos se medirá comparando el escenario que simula un efecto de la denso-dependencia inversa ($A=1$) con aquel en el que dichos efectos están ausentes ($A=0$).

Factores de mortalidad de origen humano

Los dos factores de mortalidad artificial más importantes para la especie en el área de estudio son la colisión contra tendido y la caza furtiva (ver el capítulo 5). Para determinar el grado en el que dichos factores reducen el crecimiento de las poblaciones, se extrajeron de las tasas de supervivencia medias, y se examinaron los resultados derivados de los escenarios que presentaban ausencia de colisión o de caza furtiva. Al igual que en el capítulo 7, se exploró, además, la importancia diferencial sobre la supervivencia de adultos y jóvenes de ambas causas de mortalidad.

Por otra parte, manteniendo las tasas de mortalidad actuales, se simularon los efectos de una caza selectiva de machos, extrayendo cada año el 10% de los ejemplares de sexo masculino (mediante dos escenarios que suprimían, por un lado, un número de machos jóvenes equivalente al 10% del total de la muestra juvenil y por otro, el 10% de los machos mayores de 4 años de edad de cada población local). Mediante dos nuevos escenarios más, se exploró el efecto que la caza de hembras tiene sobre las probabilidades de supervivencia de la metapoblación, extrayéndose un número de hembras jóvenes correspondiente al 2% del total de la población juvenil (todos los individuos menores de un año de edad) y, por otro lado, un 2% del conjunto de hembras adultas existentes en cada población local.

Proyección temporal y número de iteraciones

Los modelos se proyectaron a 50 años con 500 réplicas por simulación (Harris *et al.* 1987) en el caso de los escenarios para el análisis de sensibilidad. Aunque 50 años supone un período de tiempo corto, en términos de persistencia de la especie es una escala temporal adecuada para evaluar diferentes estrategias de gestión (Matthews & McDonald 2001).

En el resto de escenarios se aumentó el número de años hasta 100, con el fin de tener una muestra representativa de los procesos de pérdida de variabilidad genética (y se emplearon 1.000 iteraciones con el fin de conseguir unas estimas más finas, ver capítulo 7). Aunque las predicciones para períodos de tiempo más largo (unas 20 generaciones) suponen una propagación del error mayor que la que tiene lugar cuando la simulación se hace a un período de tiempo más corto (de unas 10 generaciones) (Beissinger & Westphal 1998), los efectos de la pérdida de variabilidad genética sólo pueden evaluarse en marcos temporales más amplios (Allendorf & Ryman 2002).

No obstante, para disminuir el tiempo invertido en los cálculos, los escenarios que incluyeron una depresión por endogamia sólo fueron replicados 500 veces.

El tamaño de población de partida en todos los escenarios, incluidos los análisis de sensibilidad y calibración, se correspondió a los individuos censados en la primavera de 1998. En el escenario para la validación del modelo, sin embargo, se partió de la población medida en 1988.

Evaluación de los resultados

Con el fin de evaluar los riesgos relativos de persistencia de las poblaciones se compararon los diferentes escenarios simulados haciendo uso de la tasa de crecimiento exponencial media (media entre años y entre iteraciones) existente a lo largo del período de simulación. Esta tasa exponencial media a lo largo del tiempo equivale a la tasa de crecimiento a largo plazo, y se calcula como el logaritmo neperiano del valor del tamaño de población en un año dado en relación al año anterior, antes de que la población sea truncada (en el caso de que se haya superado la capacidad de carga) (Miller & Lacy 2003). También se evaluó la pérdida de variabilidad genética que se produjo durante los 100 años de simulación en cada uno de los escenarios, para lo que se utilizó un coeficiente de endogamia (1- heterocigosidad observada), siendo la heterocigosidad observada la media de *loci* heterocigotos de entre todos los *loci* existentes en la población.



El modelo calibrado a partir de las tasas de dispersión fue el referente a partir del cual se compararon el resto de escenarios propuestos.

RESULTADOS

Análisis de sensibilidad

Aplicando incrementos y decrementos del 10% del rango de variabilidad de cada tasa (S_{prop}), el parámetro con una mayor repercusión sobre la tasa de crecimiento (r) es la mortalidad juvenil (durante el primer año de vida), seguida de la mortalidad adulta (mayores de 4 años de edad). En orden de importancia, a continuación, se encuentran el porcentaje de hembras reproductoras y el tamaño de familia, y después las desviaciones en la mortalidad adulta y juvenil, ocupando el último puesto la desviación en la proporción de hembras reproductoras (con una influencia mínima sobre la tasa de crecimiento de la población). La mortalidad del sexo femenino (tanto juvenil como adulta) es la que presenta el mayor impacto (Tabla 8.4). Cuando la perturbación se aplica sobre el valor medio del parámetro, la ordenación de las tasas (en función de su repercusión sobre el crecimiento de la metapoblación) varía, de manera que ahora es la mortalidad adulta la que presenta una mayor influencia. A continuación le sigue la mortalidad juvenil y el tamaño de familia, y en último lugar se sitúa el porcentaje de hembras reproductoras existente en cada población.

Sin embargo, los cambios relativos que tienen lugar en la tasa de crecimiento no siguen una relación lineal con los cambios proporcionales en el rango de variabilidad de las tasas (Figura 8.1). Esto vuelve a hacer de S_{prop} (Kohlmann *et al.* 2005) un mal predictor de la sensibilidad de los parámetros, como ya sucediera en el capítulo anterior con RAMAS (capítulo 7). Por esta razón se compararon los resultados de este análisis de sensibilidad lineal con los procedentes de una regresión múltiple. La regresión incluyó como variables independientes cambios en el rango de variabilidad del tamaño de familia, del porcentaje de hembras reproductoras y de la mortalidad adulta y juvenil (junto con sus respectivas desviaciones estándar), así como los términos cuadráticos de cada uno de estos parámetros, y como variable dependiente, el cambio en la tasa de crecimiento metapoblacional (r). Los resultados de la regresión aparecen en la Tabla 8.5.

Tabla 8.4. Estimaciones de sensibilidad para los parámetros demográficos del “modelo básico” (ver descripción en el texto). Las estimaciones se han calculado como el cambio relativo experimentado en la tasa de crecimiento exponencial estocástica de la metapoblación (r) cuando un parámetro demográfico fue variado un 10% de su valor medio o de su rango de variabilidad. Los cambios se realizaron para diferentes clases de edad (mortalidad juvenil: 1^{er} año de vida; mortalidad adulta: 4 - >6 años; Fecundidad: 4 - >6 años) y sexo (machos y hembras).

<i>Tipo de cambio</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Sexo</i>	<i>S_{prop}</i>
<i>Cambio sobre el rango de variabilidad</i>	Mortalidad juvenil	Hembra	0,00435
	Mortalidad adulta	Hembra	0,00313
	Mortalidad adulta	Macho	0,00030
	Mortalidad juvenil	Macho	0,00002
	Mortalidad juvenil	Ambos sexos	0,00436
	Mortalidad adulta	Ambos sexos	0,00310
	% hembras reproductoras	Ambos sexos	0,00045
	Tamaño de familia	Ambos sexos	0,00034
	Desviación en la Mortalidad adulta	Ambos sexos	0,00004
	Desviación en la Mortalidad juvenil	Ambos sexos	0,00003
	Desviación % hembras reproductoras	Ambos sexos	0,00002
<i>Cambio sobre el valor medio</i>	Mortalidad adulta	Ambos sexos	0,02802
	Mortalidad juvenil	Ambos sexos	0,00620
	Tamaño de familia	Ambos sexos	0,00457
	% hembras reproductoras	Ambos sexos	0,00418

La relación no lineal entre los parámetros y la tasa de crecimiento, medida a través de los términos cuadráticos incluidos en la regresión, sólo resultó significativa (nivel de significación del 5%) en el caso de las tasas de mortalidad adulta y juvenil. Los resultados del análisis de sensibilidad previo se ven confirmados en este análisis de regresión (Tabla 8.6), de manera que la desviación en las mortalidades (adulta y juvenil), así como en la proporción de hembras reproductoras, tienen poco efecto en las salidas del modelo, no siendo significativas estadísticamente.

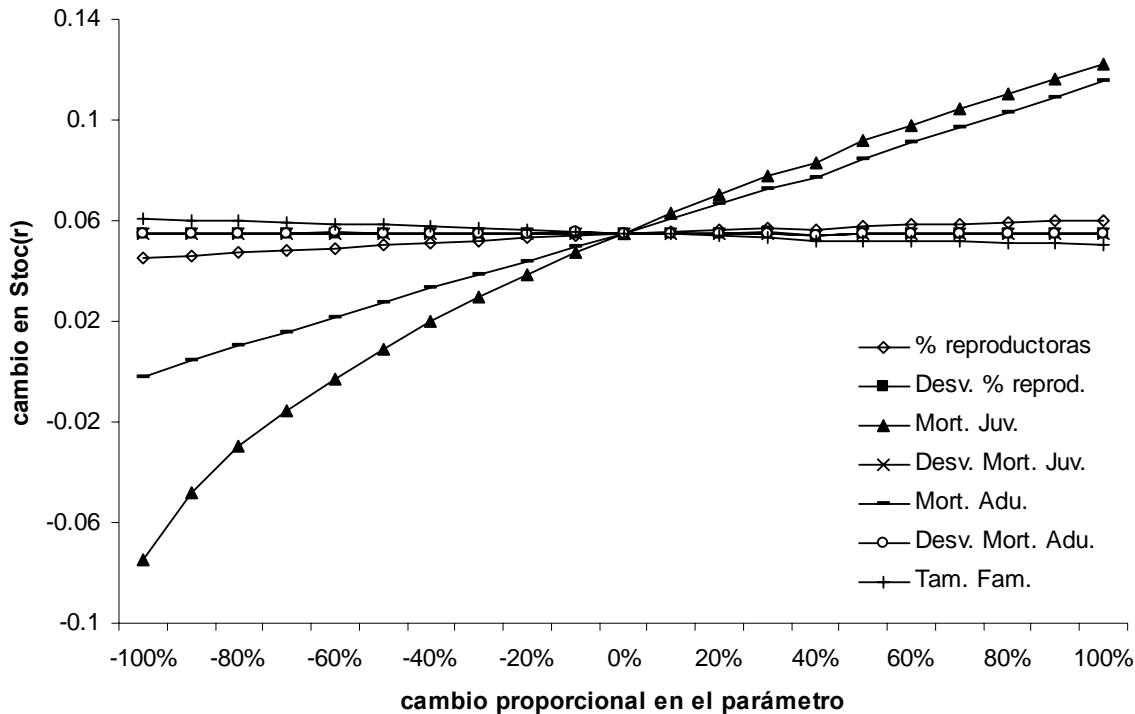


Figura 8.1. Respuesta relativa de la tasa de crecimiento (r) a cambios proporcionales en el rango de variabilidad del número de hembras reproductoras (% reproductoras), de la mortalidad juvenil (Mort. Juv.) y adulta (Mort. Adu.), del tamaño de familia (Tam. fam) y sus respectivas desviaciones estándar (Desv.). La pendiente más pronunciada indica el parámetro más influyente.

La aplicación del coeficiente de incertidumbre (Hunter *et al.* 2000) arroja una ordenación de los parámetros de acuerdo con su sensibilidad sobre la tasa de crecimiento poblacional muy similar a la que se obtiene con el estimador de sensibilidad lineal S_{prop} . De este modo, es la mortalidad juvenil el parámetro que presenta una mayor sensibilidad. A continuación encontramos la mortalidad adulta, seguida del porcentaje de hembras reproductoras y del tamaño de familia. Las desviaciones en las mortalidades adulta, juvenil y en el porcentaje de hembras reproductoras aparecen a continuación, con un impacto considerablemente menor. Aunque las relaciones entre la tasa de crecimiento poblacional y las mortalidades no son lineales, los resultados sobre la sensibilidad de los parámetros coinciden cuando se utiliza el estimador lineal S_{prop} y el coeficiente de incertidumbre derivado del análisis de regresión. Esto es debido a que las diferencias relativas entre los parámetros en el tramo $\pm 10\%$, son proporcionales a las que tienen lugar a lo largo del resto del rango de variación de las tasas.

Tabla 8.5. Resultados del análisis de sensibilidad del modelo básico mediante regresión múltiple. Los parámetros demográficos se variaron sistemáticamente, entre un 0 y un 100% del rango de variabilidad, en incrementos y decrementos sucesivos del 10%.

	<i>Coeficientes no estandarizados</i>		<i>Coeficientes estandarizados</i>	<i>t</i>	<i>p-valor</i>
	<i>B</i>	<i>Error Estándar</i>	<i>Beta</i>		
F(14,7035)=13321					
(Constante)	0,05534	0,00009		605,65320	0,00000
% hembras reproductoras	0,00764	0,00025	0,06858	30,16820	0,00000
Mortalidad Adulta	0,05808	0,00025	0,52162	229,46770	0,00000
Mortalidad Juvenil	0,08967	0,00025	0,80527	354,24910	0,00000
Desviación % hembras reproductoras	0,00001	0,00025	0,00009	0,03900	0,96890
Desviación Mort. Adu.	-0,00003	0,00025	-0,00023	-0,09990	0,92039
Desviación Mort. Juv.	0,00002	0,00025	0,00016	0,07110	0,94331
Tamaño familia	-0,00544	0,00025	-0,04888	-21,50150	0,00000
% hembras reproductoras ²	-0,00315	0,00034	-0,02197	-9,22150	0,00000
Mort. Adulta ²	0,00168	0,00034	0,01172	4,92030	0,00000
Mort. Juvenil ²	-0,02717	0,00034	-0,18951	-79,53720	0,00000
Desviación % reproductoras ²	-0,00038	0,00034	-0,00267	-1,11870	0,26331
Desviación Mort. Adu. ²	-0,00040	0,00034	-0,00278	-1,16620	0,24358
Desviación Mort. Juv. ²	-0,00039	0,00034	-0,00273	-1,14660	0,25158
Tamaño familia ²	0,00025	0,00034	0,00175	0,73310	0,46349

Tabla 8.6. Ordenación de los parámetros incluidos en el análisis de sensibilidad mediante regresión múltiple (de mayor influencia a menor impacto sobre las salidas del modelo) de acuerdo con sus coeficientes de incertidumbre (ver Metodología).

<i>Parámetro</i>	<i>Coeficiente</i>
Mortalidad Juvenil	3,25209
Mortalidad Adulta	2,10655
% hembras reproductoras	0,27693
Tamaño familia	0,19740
Desviación Mortalidad Adulta	0,00091
Desviación Mortalidad Juvenil	0,00065
Desviación % hembras reproductoras	0,00036



Calibración de las tasas de dispersión del modelo

Escenarios de dispersión

En todos los escenarios de dispersión propuestos, sin importar cuál sea la tasa de dispersión aplicada, se producen unas predicciones demasiado optimistas de los efectivos en las poblaciones de *Fuentidueña-Estremera* y, particularmente, de *Pinto-Torrejón*. Sin embargo, la infraestima en relación a los censos de 2006 es clara bajo todos los escenarios de dispersión en el caso de la población de *Daganzo-Camarma*, y de forma aún más marcada, en la de *Valdetorres-Talamanca*. En el caso de *Campo Real*, las infraestimaciones sólo se producen en aquellos escenarios en los que la probabilidad de dispersión está relacionada con el tamaño de la población de destino. Además, en esta población es donde se acercan más los efectivos predichos a los observados en todos los escenarios simulados.

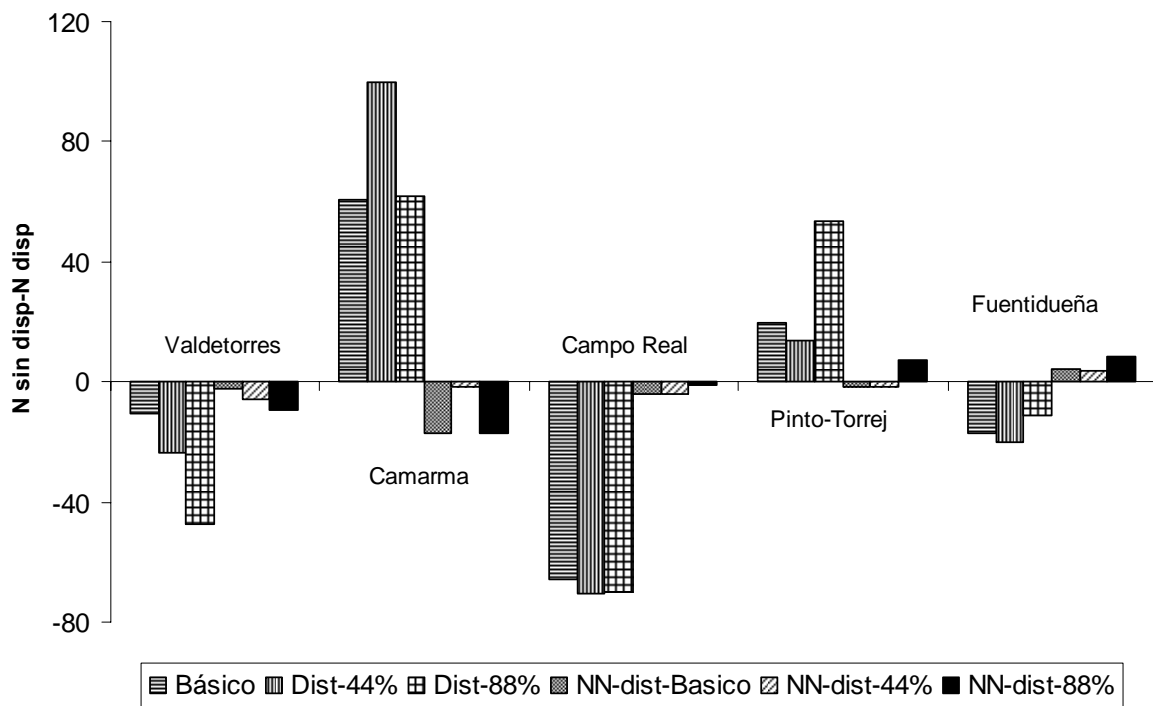


Figura 8.2. Diferencias en las abundancias predichas para cada población local entre el escenario *Sin dispersión* y el resto de escenarios (*NN-dist*: dispersión proporcional al tamaño de la población y función potencial inversa de la distancia; *Dist*: dispersión como función potencial de la distancia exclusivamente). Los porcentajes hacen referencia a las tasas de dispersión de machos (las correspondientes al sexo femenino son 3,125 veces inferiores).. Las líneas horizontales negras indican la diferencia entre observados en el año

Las poblaciones de *Valdetorres-Talamanca*, *Campo Real* y *Fuentidueña*, aunque esta última en menor medida, presentan un crecimiento dependiente del aporte de individuos desde otras poblaciones, de manera que las diferencias entre los efectivos del escenario con aislamiento demográfico y el resto de escenarios de hipótesis de dispersión, son casi siempre positivas, es decir, que presentan más ejemplares cuando no se simula dispersión (Tabla 8.2). El caso opuesto lo representan las poblaciones de *Daganzo-Camarma* y *Pinto-Torrejón* que, por lo general, tienen menos individuos en los escenarios en los que existe algún tipo de dispersión, en comparación con la situación de aislamiento, lo que significa que pierden efectivos cuando existe dispersión. Estas dos últimas poblaciones tienen una mayor proporción relativa de hembras reproductoras, por lo que se comportan como fuentes de individuos que reciben el resto de poblaciones. Este aporte se produce, especialmente, desde *Daganzo-Camarma* en el caso de *Valdetorres-Talamanca*, y desde *Pinto-Torrejón* y, en menor medida, desde *Fuentidueña-Estremera* en el caso de *Campo Real*.

Las infraestimas en los efectivos predichos tienden a producirse en las poblaciones con tasas de crecimiento más bajas (*Valdetorres*, *Daganzo-Camarma* y, en menor medida, *Campo Real*), mientras que en las poblaciones con fecundidades proporcionalmente superiores, los resultados de la simulación arrojan una sobrestima de acuerdo con los datos de los censos del año 2006. Esto explica que los modelos que mejor ajustan los tamaños de las poblaciones locales sean los que presentan las tasas de dispersión mayores desde este conjunto de poblaciones con fecundidades más elevadas hacia aquellas con una fecundidad menor (Tabla 8.7).

Valdetorres-Talamanca y *Campo Real* se comportan como sumideros (tasa de crecimiento estocástica media de la simulación en ausencia de dispersión de -0,021 y -0,017, respectivamente, frente a la r de -0,004 en *Valdetorres* y de 0,022 en *Campo Real* en el escenario básico). Cuando se aplican tasas de dispersión el crecimiento de *Daganzo-Camarma* llega a ser negativo, pasando de una tasa de crecimiento de 0,006 en ausencia de dispersión a -0,001 en el escenario básico. Una situación similar se produce en *Pinto-Torrejón* y *Fuentidueña-Estremera*, que a pesar de presentar un crecimiento positivo en el escenario sin dispersión (0,024 y 0,051, respectivamente), crecen más lentamente cuando pierden individuos hacia otras poblaciones (0,013 en *Pinto* y 0,037 en *Fuentidueña* en el escenario básico) debido a que no son compensados por aportes externos. Por esta razón, los escenarios que simulan tasas de dispersión más elevadas, son también los que presentan una tasa de crecimiento poblacional más baja (Figura 8.3).

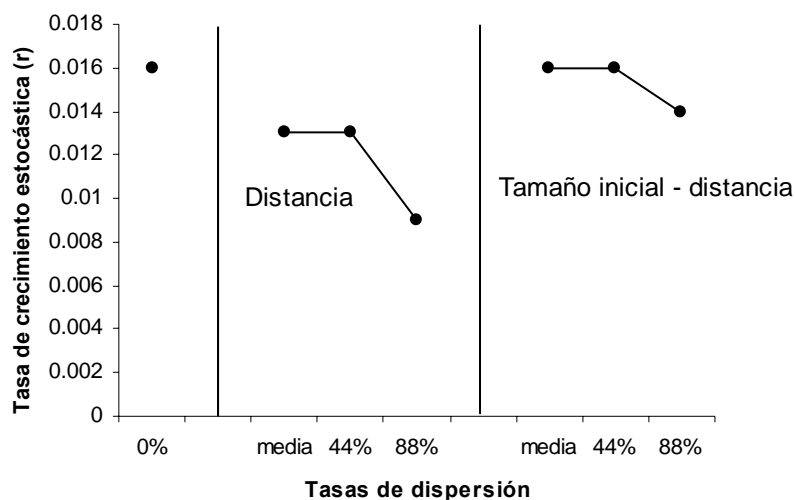


Figura 8.3. Tasa de crecimiento exponencial estocástica media de la metapoblación durante un período de 50 años (y basado en 500 iteraciones) para los diferentes escenarios de dispersión propuestos. Las tasas de dispersión indican el porcentaje de machos dispersantes; *media* se refiere al escenario básico en el que se incluyen tasas de dispersión medias para todas las poblaciones locales (de acuerdo con datos de radioseguimiento, ver texto). Las tasas de dispersión correspondientes al sexo femenino son 3,125 veces inferiores a las de los machos.

Tabla 8.7. Errores de calibración en las tasas de dispersión de cada una de las poblaciones consideradas en el modelo básico (ΔN). El error se midió como una diferencia entre tamaños de población observados - período 1998-2006 - y predichos. La suma ponderada del error se ha calculado dividiendo el error de cada población local por la media del tamaño poblacional observado. Los escenarios representados son: *N-distancia* (dispersión proporcional al tamaño de cada población y función potencial inversa de la distancia); *Distancia* (dispersión como función potencial de la distancia exclusivamente); *Sin dispersión*. Los porcentajes de dispersantes se refieren a las tasas de machos. Las correspondientes al sexo femenino son 3,125 veces inferiores.

Escenario	%	Valdetorres-Talamanca	Daganzo-Camarma	Campo Real	Pinto-Torrejón	Fuentidueña-Estremera	Suma del error	Suma ponderada del error
N-distancia	48 ^a	119,82	124,07	35,02	70,37	26,98	376,26	1,52
N-distancia	44 ^b	117,86	133,37	34,99	70,07	26,90	383,20	1,53
N-distancia	88 ^b	115,36	123,27	35,91	66,13	24,39	365,05	1,45
Distancia	48 ^a	115,87	169,99	24,17	58,96	40,00	408,99	1,66
Distancia	44 ^b	107,24	194,71	25,90	62,00	41,78	431,64	1,73
Distancia	88 ^b	93,50	171,38	25,58	42,76	37,17	370,39	1,49
Sin dispersión	0	120,15	131,68	36,04	69,98	28,90	386,75	1,57

^a Valor promedio de dispersión para individuos macho marcados de todas las poblaciones.

^b Valdetorres 46% de machos dispersantes; Daganzo-Camarma 60%; resto de poblaciones un 44 y un 88%, respectivamente.

La hipótesis de dispersión que mejor concuerda con los datos observados (período 1998-2006) es la que incluye la atracción coespecífica y la distancia geográfica. Cuando se considera un 88% de dispersantes desde las poblaciones del sur (poblaciones externas a la ZEPA nº 139) es cuando se consigue la mínima diferencia entre simulados y censados, obteniéndose con esta hipótesis una suma ponderada del error de 1,45 (ver Tabla 8.7). Por este motivo, fue esta la hipótesis que se aplicó en el resto de escenarios que se simularon a continuación.

Validación

Las diferencias entre los resultados predichos para el décimo año de la simulación y los censos primaverales del año 1998 son elevadas, suponiendo hasta un 62% menos de individuos del total observado en *Valdetorres-Talamanca*, y un 54% en el caso de *Daganzo-Camarma*. El máximo se registra en *Fuentidueña-Estremera*, con un valor del 89%, mientras que los valores mínimos de diferencia tienen lugar en *Campo Real* (39%) y en *Pinto-Torrejón* (con sólo un 15% del total) (Figura 8.4). En todos los casos, a excepción de las hembras predichas para la población de *Fuentidueña-Estremera*, se trata de claras infraestimaciones de los efectivos observados. La media observada en la proporción de sexos de todas las poblaciones locales en 1998 está cercana a 2,01 hembras por macho, mientras que las simulaciones estiman un valor de 3,68. Aunque la infraestimación se produce en ambos sexos, la que tiene lugar en el caso de los machos es considerablemente superior a la que ocurre en el de las hembras. Esto es particularmente notable en el caso de *Fuentidueña-Estremera* y *Pinto-Torrejón*, donde los números de hembras predichos se ajustan bastante a los observados.

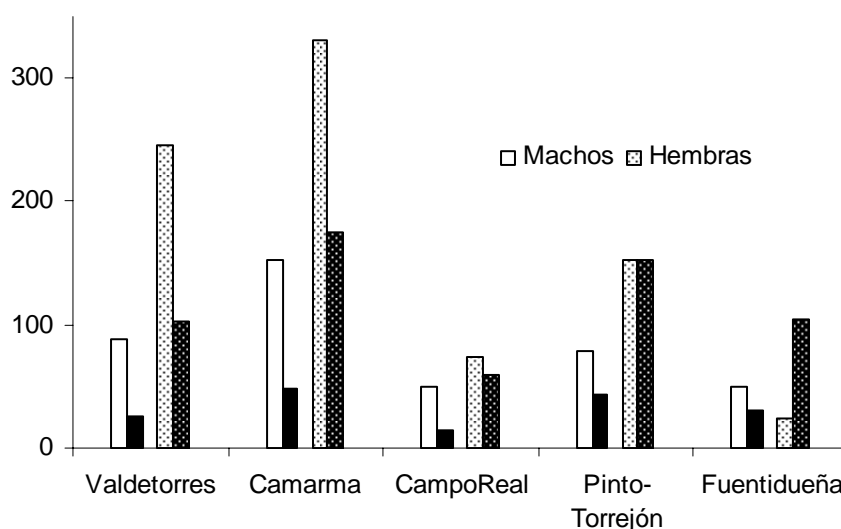


Figura 8.4. Abundancias predichas por el modelo calibrado (barras negras) y observadas (barras blancas) para ambos sexos durante el censo del año 1998 en cada una de las poblaciones locales. El tamaño inicial de población de la simulación se corresponde con el censo de 1988.



La correspondencia entre el número de jóvenes de menos de un año de edad observado en septiembre de 1998 y el predicho por el modelo no es muy elevada, de manera que la correlación entre observados y predichos ($r=0,23$; $N=10$) no es significativa ($p=0,15$).

En vista de lo poco satisfactorio de estos resultados se probó a validar el modelo calibrado con datos del mismo período con el que se habían estimado los parámetros de entrada (1998-2006). Para ello se partió del mismo modelo calibrado previamente (dispersión proporcional al tamaño de población y función potencial inversa de la distancia) con un tamaño inicial de población que se correspondía al censado en 1998. Dicho modelo se simuló durante 8 años. Cuando se comparan los ejemplares observados en el censo de primavera de 2006 con los simulados por este modelo calibrado, las diferencias entre observados y predichos se reducen notablemente (Figura 8.5).

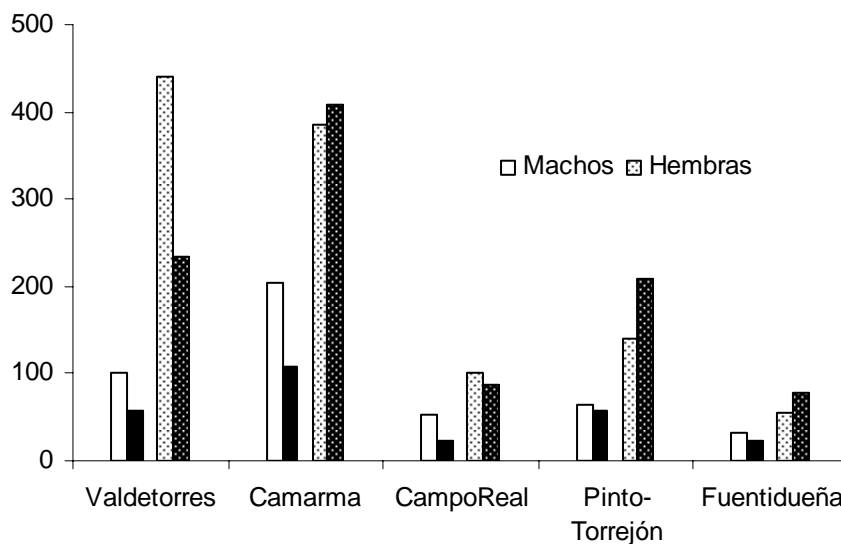


Figura 8.5. Abundancias predichas por el modelo calibrado (barras negras) y observadas (barras blancas) para ambos sexos durante el censo del año 2006 en cada una de las poblaciones locales. El tamaño inicial de población se corresponde con el registrado en 1998.

Las diferencias entre observados y estimados ahora, medidas como porcentaje del total de individuos censados en cada población local, son sólo del 21% en *Daganzo-Camarma*, 28% en *Campo Real*, 31% en *Pinto-Torrejón* y 14% en *Fuentidueña-Estremera*. Únicamente en *Valdetorres-Talamanca* son algo superiores: 46%. Pero se sigue manteniendo la infraestima en *Valdetorres* y *Campo Real*, y una ligera sobrestima en *Fuentidueña-Estremera*. Los efectivos de

Daganzo-Camarma se ajustan ahora mucho mejor que en el modelo previo. Sin embargo, en *Pinto-Torrejón* se consigue una mejor aproximación al número de machos a costa de una sobrestima en el de hembras. No obstante, en líneas generales, este modelo describe bastante mejor el tamaño de población real censado.

Para comprobar la correspondencia entre los jóvenes nacidos en las diferentes poblaciones locales y aquellos estimados por el modelo se suprimió de la muestra la población de *Campo Real*, que en 2006 presentó un valor anormalmente alto de productividad (en relación al resto de poblaciones locales ese mismo año). Cuando correlacionamos los jóvenes de menos de un año de edad predichos por el modelo con aquellos que se contaron en el censo de septiembre de 2006, la correlación es alta ($r=0,68$; $N=9$; Figura 8.6) aunque marginalmente significativa ($p<0,061$).

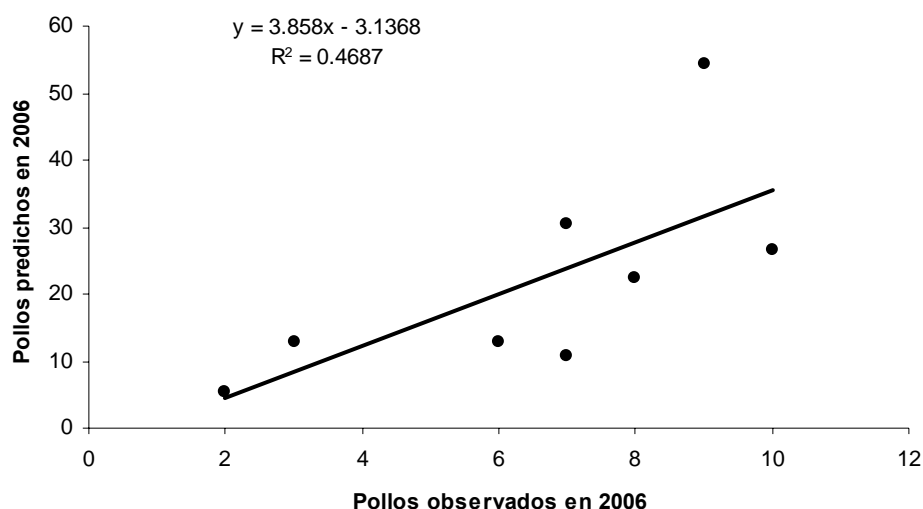


Figura 8.6. Correlación de Pearson entre los pollos de ambos sexos observados en el campo durante el mes de septiembre de 2006 frente a los valores predichos por el modelo para estas cohortes de edad y sexo. La correlación es significativa a un nivel del 10%. No se han incluido los valores correspondientes a la población de *Campo Real* por ser anormalmente altos.

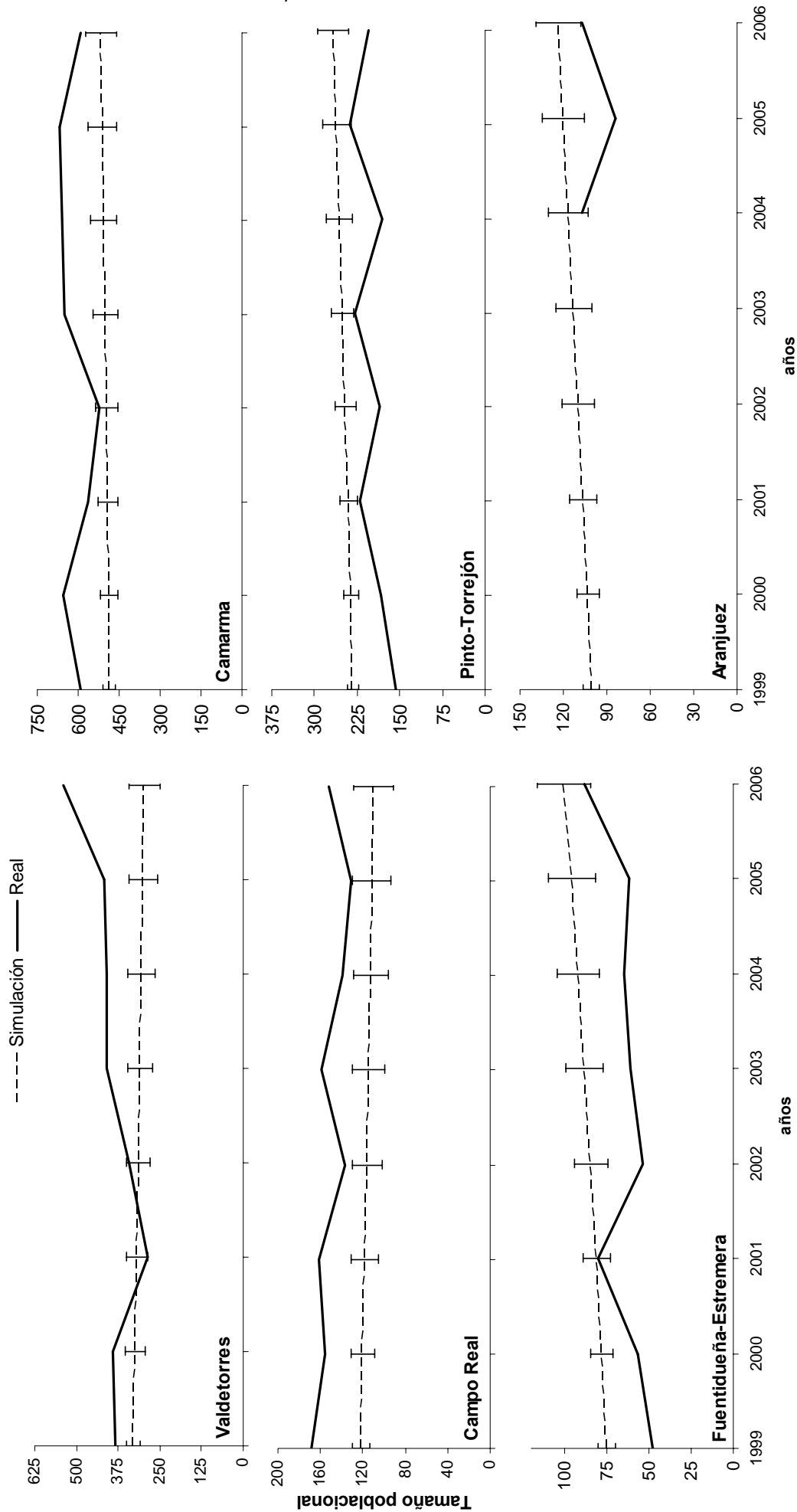


Figura 8.7. Número observado de avutardas en cada una de las poblaciones locales que integran la metapoblación (*Real*) y número de aves proyectado de acuerdo con el modelo básico (*Simulación*). Las barras de error indican las desviaciones estándar en el tamaño de población estimado para cada año derivadas de 1.000 iteraciones. Para la población de *Aranjuez* existen tamaños poblacionales observados desde el año 2004.

Otros escenarios

Además del modelo básico descrito anteriormente se realizaron también otros modelos que representan hipótesis sobre la dinámica del sistema. Estos nuevos escenarios se compararon con el modelo básico (con parámetros estimados a partir de datos del período 1998-2006) y calibrado con datos de dispersión, utilizando como tamaño inicial de las poblaciones los resultados del censo primaveral de 1998. En la Figura 8.7 se muestra la similitud existente entre las tendencias de los efectivos poblacionales observados entre 1999-2006 y los proyectados por el modelo para cada una de las poblaciones locales.

Después de 100 años de simulación todas las poblaciones locales han alcanzado un equilibrio cercano a la capacidad de carga (Figura 8.9). De este modo, y con los parámetros de entrada utilizados, se está produciendo un crecimiento que sólo se ve limitado por la capacidad de carga fijada al inicio de la simulación (Tabla 8.3). Esta capacidad de carga se estableció en valores elevados para determinar si, al margen de los recursos ambientales, las actuales tasas demográficas podían suponer restricciones al crecimiento de las poblaciones. Sin embargo, a pesar de las fecundidades “a priori” aparentemente bajas, y al hecho de que determinadas poblaciones locales presentan tasas de crecimiento negativas (*Valdetorres-Talamanca* y *Campo Real*), el balance global para la metapoblación es positivo, produciéndose un crecimiento al final de la simulación de cerca de cuatro (3,8) veces el tamaño inicial de la metapoblación registrado en 1998. A los 50 años de simulación la abundancia media que se registra para el total de la metapoblación es de 2.916 (D.E.=503,49) y tras 50 años más se han alcanzado los 5.423 individuos (D.E.=311,68) (Figura 8.8).

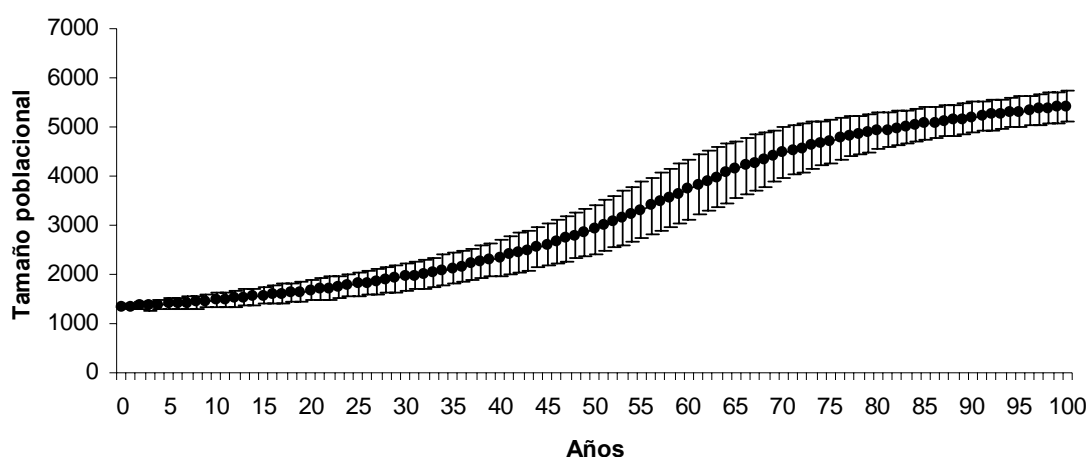


Figura 8.8. Proyección del tamaño de la metapoblación a partir del modelo básico. El año cero coincide con el tamaño de población registrado en 1998. Las barras verticales indican la desviación estándar en la estima de población de cada año basada en las 1.000 iteraciones realizadas para cada simulación. El modelo asume capacidades de carga no restrictivas.



Podemos agrupar las poblaciones locales en aquellas que son eminentemente receptoras de inmigrantes: *Aranjuez*, *Valdetorres-Talamanca* y *Campo Real*, y aquellas que actúan fundamentalmente como fuente de emigrantes hacia otras poblaciones locales: *Daganzo-Camarma*, *Pinto-Torrejón* y *Fuentidueña-Estremera*. A pesar de que la dispersión hace aumentar la tasa de crecimiento de *Valdetorres* y de *Campo Real*, esta sigue siendo negativa con el refuerzo de la inmigración (se comportan como “sumideros”). Sólo experimentan un crecimiento positivo cuando las poblaciones “fuente” han alcanzado el nivel de saturación, y por tanto proporcionan un alto número de individuos dispersantes. En el caso de *Daganzo-Camarma* el efecto “rescate” (Pulliam, 1988) contribuye a aumentar la tasa de crecimiento que esta población presentaba en ausencia de dispersión, por lo que se comporta como un “pseudo-sumidero”, de acuerdo con la definición de Watkinson & Sutherland (1995). Sin embargo, *Aranjuez* aislada del resto de poblaciones se mantiene en el equilibrio, y sólo experimenta un crecimiento positivo cuando recibe emigrantes desde otras poblaciones. Por su parte, *Pinto-Torrejón* y *Fuentidueña-Estremera* siguen mostrando un crecimiento positivo aún en la situación en la que existen tasas de emigración, aunque dicho crecimiento se ve mermado como consecuencia de la pérdida de individuos hacia otras poblaciones, especialmente en el caso de *Fuentidueña*.

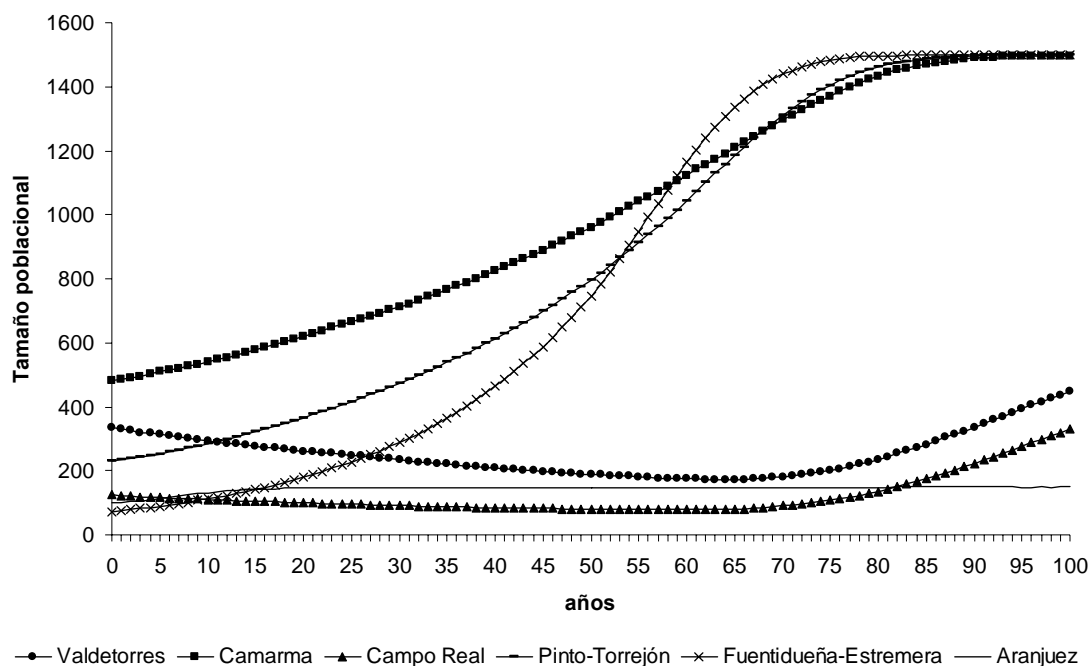


Figura 8. 9. Evolución de los efectivos de cada una de las poblaciones locales de acuerdo con el modelo básico (tasas de dispersión calibradas y tamaño inicial de población registrado en 1998). El modelo asume que la capacidad de carga no es restrictiva.

Evaluación de la estocasticidad del modelo

Para establecer hasta qué punto la incertidumbre en las estimas de los parámetros afectaba a los resultados del modelo (Kelly & Durant 2000), se comparó el modelo estocástico resultante (que incluye 1.000 réplicas) con un modelo determinístico equivalente en el que la variabilidad ambiental está ausente. En la proyección determinística (que asume que no existen fluctuaciones estocásticas ni limitación en las parejas) las poblaciones locales experimentan un comportamiento similar al que tienen bajo el efecto de la variabilidad ambiental, de manera que la tendencia determinística observada no se modifica sustancialmente con la actuación de la estocasticidad ambiental.

Cuando se considera la estocasticidad en el modelo se observa que, a medida que el tamaño de la población se proyecta a períodos temporales más largos, la incertidumbre en las predicciones aumenta (ver el incremento de la desviación estándar en el tamaño de la metapoblación a lo largo de los años simulados, Figura 8.8), aunque vuelve a disminuir ligeramente al fin de la simulación, como consecuencia del modelo de densidad-dependencia simulado, en el que una vez alcanzado el nivel de saturación el tamaño de población no puede crecer por encima de la capacidad de carga.

Cuando suprimimos la posibilidad de “catástrofes” en el modelo (entendida una catástrofe como una excelente productividad), la tasa de crecimiento media a lo largo de la simulación desciende desde 0,022 hasta 0,018 (Figura 8.10).

Impacto de la supresión selectiva de poblaciones

El mayor impacto al simular la desaparición de poblaciones locales lo representa la eliminación de la población de *Fuentidueña-Estremera*, reduciéndose el tamaño final de la metapoblación desde los 5.423 individuos (D.E: 311,68) al final de la simulación en el escenario básico a tan sólo 3.446 (D.E: 248,43) en el escenario en el que falta dicha población local. La desaparición de *Pinto-Torrejón* también conlleva un descenso en el tamaño final considerable (3.697 individuos; D.E: 227,24), aunque no tan notable, debido a que la fecundidad estimada para esta población local es inferior a la que se aplica en el caso de *Fuentidueña-Estremera*. Además, al desaparecer estas poblaciones, los individuos que las habitaban se establecen, de acuerdo con las probabilidades de dispersión del modelo, en poblaciones locales en las que la productividad es menor que la existente en su población de origen (*Camarma* o *Aranjuez*) o en las que el crecimiento de la población es incluso negativo (*Valdetorres* y *Campo Real*). La supresión de *Campo Real* afecta poco al tamaño



final de la población (5.343 ejemplares -D.E: 248,43- en la metapoblación al fin de la simulación) debido a las bajas productividades presentes en ella.

Capacidad de carga limitante

Cuando se considera que el medio presenta una capacidad limitada de albergar individuos, simulándose una situación más realista que la representada en el escenario básico, la tasa de crecimiento metapoblacional se ve considerablemente disminuida (desde 0,022 hasta 0,017; Figura 8.10).

La saturación de las poblaciones con alta fecundidad (*Fuentidueña-Estremera* y *Pinto-Torrejón*) favorecen que la recuperación de las poblaciones con fecundidades menores (*Valdetorres-Talamanca* y *Campo Real*) se produzca antes. Este fenómeno se debe al incremento de las tasas de inmigración en las poblaciones menos favorecidas desde aquellas que presentan mayor fecundidad, puesto que la simulación asume que cuando una población alcanza la capacidad de carga, los individuos excedentes se desplazan a otras poblaciones vecinas.

Cuando la capacidad de carga se hace limitante, tras 100 años de simulación, el tamaño de la metapoblación es de sólo 2.193 individuos (D.E: 117,6), y la pérdida de variabilidad genética inicial es superior a la experimentada en el escenario de referencia (la endogamia resultante es de 0,0304 frente al 0,0234 existente en el escenario básico; Figura 8.11).

Intensidad del sesgo en el éxito reproductor de los machos

Un incremento en el grado de monopolización de las hembras por parte de los machos en el modelo básico (expresado como una reducción hasta la mitad inicial en el número de machos que potencialmente pueden reproducirse) implica un incremento del nivel de endogamia existente al final de la simulación (desde el 2,34% inicial del escenario básico al 2,96% cuando el número de machos reproductores es el mínimo). Si el número de machos que pueden reproducirse se incrementa, también lo hace el porcentaje de variabilidad que persiste al fin de la simulación (nivel de endogamia del 2,00%). Las poblaciones más afectadas en cuanto a pérdida de diversidad genética resultan ser *Campo Real* y *Aranjuez*, debido a que son las que presentan los menores tamaños poblacionales al final de la simulación (341,96; D.E:162,56 y 148,91; D.E: 3,00, respectivamente). Sin embargo son *Valdetorres-Talamanca* y *Daganzo-Camarma*, debido al mayor sesgo sexual a favor de las hembras que presentan, las poblaciones que ven más mermados sus efectivos cuando se simula un grado de monopolización doble del estimado.

Colisión contra líneas eléctricas

La eliminación de la mortalidad producida por la colisión contra tendidos de la tasa de mortalidad global supone un aumento en la tasa de crecimiento estocástica de la metapoblación. Este crecimiento es especialmente notable cuando se elimina de la mortalidad adulta (alcanzando la tasa de crecimiento el valor de 0,037 desde el 0,022 que presentaba en el escenario básico) y algo menor cuando la afectada es la colisión de la fracción juvenil de la población (tasa de crecimiento de 0,025; ver Figura 8.10).

Caza

Al igual que sucedía con el otro factor de mortalidad artificial más importante que afecta a nuestras poblaciones (la colisión contra tendido), la caza furtiva tiene una repercusión considerablemente superior cuando los animales muertos pertenecen a clases de edad adulta (la tasa de crecimiento media asciende desde el valor de 0,022 existente en el escenario de referencia hasta 0,024 cuando se suprime la mortalidad por caza furtiva en la fracción adulta de la población, mientras que sólo lo hace hasta 0,023 cuando se elimina de la mortalidad juvenil). Al haberse simulado la misma probabilidad de mortalidad por caza furtiva en todas las poblaciones locales este efecto es muy similar en cada una de ellas.

Cuando lo que se simula es el efecto potencial de una caza legal se observa que la extracción de un 2% de las hembras adultas (entorno a sólo 14 ejemplares del total de las hembras mayores de 1 año al inicio de la simulación) supone un considerable descenso en el crecimiento de la metapoblación: Figura 8.10), reduciéndose la tasa de crecimiento hasta un 0,011 (desde el 0,022 del escenario básico) y además teniendo lugar una reducción en el número de alelos presentes en la metapoblación, lo que conlleva un incremento en los niveles de endogamia con respecto al escenario básico de más del 46% (desde 0,0234 hasta 0,0343) (ver Figura 8.11). El efecto de la extracción de hembras de menos de un año de edad es mucho menos intenso (tasa de crecimiento de 0,020 al final de la simulación).

La extracción del 2% de los machos adultos no tiene un efecto significativo en la tasa de crecimiento de la metapoblación y no reduce considerablemente la variabilidad genética final (tanto en el caso de la extracción de machos jóvenes como de machos adultos). Sin embargo, cuando la extracción es del 10% (lo que equivale a unos 30 ejemplares de los machos mayores de un año existentes en toda la metapoblación en 1998), el grado de endogamia aumenta desde el valor de referencia (0,0234) hasta 0,0273.



Variabilidad genética

Después de cien años de simulación la metapoblación retiene un 97,66% de la variabilidad inicial, pero la variabilidad media retenida por las diferentes poblaciones locales es de sólo un 96,77% (*Valdetorres-Talamanca*: 97,89%; *Daganzo-Camarma*: 98,77%; *Campo Real*: 97,58%; *Pinto*: 98,32%; *Fuentidueña*: 96,37%; *Aranjuez*: 91,70%). La pérdida de variabilidad se acentúa en el escenario en el que el hábitat limita el crecimiento, de manera que estos porcentajes disminuyen (metapoblación: 96,96%; *Valdetorres-Talamanca*: 97,87%; *Daganzo-Camarma*: 98,39%; *Campo Real*: 96,21%; *Pinto-Torrejón*: 97,04%; *Fuentidueña-Estremera*: 94,05%; *Aranjuez*: 78,86%) al igual que en aquellos en los que se simula una potencial extracción de ejemplares por caza. Cuando se elimina un número de hembras jóvenes correspondiente al 2% del total de efectivos en la clase de edad de 0 a 1 año, la variabilidad existente al finalizar la simulación es sólo levemente inferior aunque muy similar a la detectada en el escenario básico. Lo mismo sucede cuando los ejemplares extraídos son un 2% de machos (adultos o juveniles). Sin embargo, cuando lo suprimido son hembras adultas, la variabilidad genética se ve reducida también (metapoblación: 96,57%; *Valdetorres-Talamanca*: 92,65%; *Daganzo-Camarma*: 97,92%; *Campo Real*: 94,69%; *Pinto-Torrejón*: 97,57%; *Fuentidueña-Estremera*: 95,81%; *Aranjuez*: 92,02). Esta reducción también se experimenta cuando se extraen hasta un 10% de los machos adultos de cada población local (metapoblación: 97,27%; *Valdetorres-Talamanca*: 97,50%; *Daganzo-Camarma*: 98,55%; *Campo Real*: 97,26%; *Pinto-Torrejón*: 97,05%; *Fuentidueña*: 95,85%; *Aranjuez*: 89,60%).

No obstante, en general nunca se pierde más de un 5% de la variabilidad existente al inicio de las simulaciones, a excepción de la población de *Aranjuez*, que incluso en el escenario básico sólo logra retener un 91,70% de la variabilidad inicial, debido a su pequeña capacidad de carga.

Los escenarios que suponen una mayor pérdida de variabilidad son aquellos en los que se extraen individuos adultos de la población (especialmente en el caso de la extracción de hembras). La población local más afectada después de *Aranjuez* es *Fuentidueña-Estremera*, a pesar de su elevada fecundidad, por el pequeño tamaño de población que presenta. Esto hace que esta población se vea especialmente afectada cuando sus efectivos se ven mermados de manera adicional (escenarios que simulan caza de ejemplares o una limitación en la capacidad de carga), en los que la pérdida de variabilidad llega a alcanzar el 4% (caza de un 10% de machos adultos) y el 6% (capacidad de carga restrictiva).

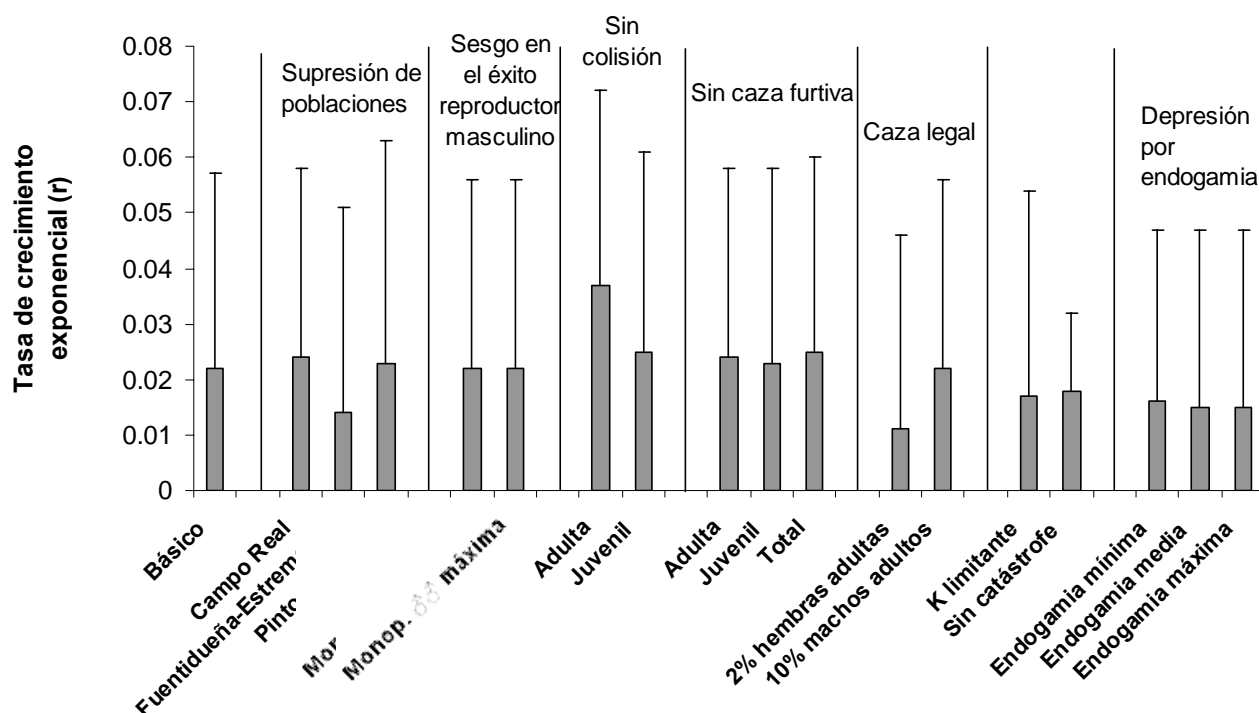


Figura 8.10. Crecimiento exponencial de la metapoblación para diferentes escenarios simulados (media a lo largo de 100 años de simulación): Básico, Básico con supresión de poblaciones; Monopolización de las hembras por parte de los machos –mínima y máxima–; Básico sin colisión adulta y juvenil; Básico sin caza furtiva adulta, juvenil y global; Básico incluyendo extracción por caza –2% de hembras y 10% machos adultos–; Hábitat limitante; Básico sin catástrofes; Efectos de la depresión por endogamia –valores de letales equivalentes mínimos, medios y máximos–. Las barras de error representan la desviación estándar basada en 1.000 simulaciones (500 simulaciones en el caso de los escenarios que incluyen depresión por endogamia).

Efectos de Allee

La repercusión más llamativa de aplicar una denso-dependencia inversa en el modelo es el incremento en la estocasticidad (aumenta el valor de la desviación estándar, tanto en el tamaño final de la metapoblación como en la tasa de crecimiento exponencial media de la metapoblación). De este modo, la variabilidad en la tasa exponencial de crecimiento (r) se incrementa en un 6%, y la variación en el tamaño de la metapoblación aumenta hasta un 10%, cuando se consideran los efectos de Allee.

Los mayores impactos, como es lógico, tienen lugar en las poblaciones con unas capacidades de carga más restrictivas, y por tanto menor número de individuos (*Campo Real* y *Aranjuez*, esta última llegando incluso a extinguirse) mientras que en las poblaciones con densidades más elevadas los efectos son mucho menos notorios (siendo casi imperceptibles en *Valdetorres-Talamanca*).



Estos efectos afectan a la tasa de crecimiento de la metapoblación, que se reduce en más de un 50%, y por consiguiente también al tamaño final de población (que resulta ser un 20% inferior a la existente en el escenario equivalente sin efectos de Allee). Todo ello se traduce en unos niveles de endogamia al final de la simulación más elevados (un 22% mayores con respecto al escenario de referencia) manteniéndose al final de la simulación que incluye una denso-dependencia inversa el 96,99% de la variabilidad inicial.

Efectos de la depresión por endogamia

A pesar de los aparentemente grandes tamaños de población existentes en la mayoría de poblaciones locales, y de no superarse el 5% de pérdida en la variabilidad genética inicial de la metapoblación, la aplicación de la depresión por endogamia tiene efectos negativos en el crecimiento poblacional. Como consecuencia de estos efectos, la tasa de crecimiento se reduce a 0,015 y 0,016 (dependiendo de que los equivalentes letales simulados correspondan a valores máximos y mínimos, respectivamente) frente al valor de 0,022 existente en el escenario básico (Figura 8.10). Esto conduce a que el tamaño final de la metapoblación sea tan sólo de 4.777 (D.E: 62,32) cuando se emplea un valor medio de equivalentes letales, y de 4.717 (D.E: 176,93) y 4.790 (D.E: 25.90) cuando los equivalentes letales tienen un valor máximo y mínimo, respectivamente. Esta depresión afecta con especial intensidad a las poblaciones locales que presentan bajas fecundidades (*Valdetorres* y *Campo Real*), que ven reducida una productividad ya baja de partida. Sin embargo, la depresión por endogamia tiene un efecto positivo en el mantenimiento de la variabilidad genética de la población (Figura 8.11). Además de sus efectos deletéreos, la depresión por endogamia puede producir la denominada “purga de la carga genética” de alelos letales (Hedrick 1994, Ballou 1997, Lacy & Ballou 1998, Miller & Lacy 2003) que consiste en una eliminación de los alelos letales recesivos a través de la selección natural. Este fenómeno se produce porque, aunque muchos individuos pueden morir en las primeras generaciones en las que actúa la endogamia, con ellos desaparecen también los alelos letales y, en consecuencia, las siguientes generaciones presentan una menor cantidad de alelos que puedan producir depresión. No obstante, en la naturaleza no siempre se encuentran evidencias de esta purga y cuando existe, ésta sólo es capaz de eliminar una pequeña proporción del total de la depresión por endogamia (Byers & Waller 1999).

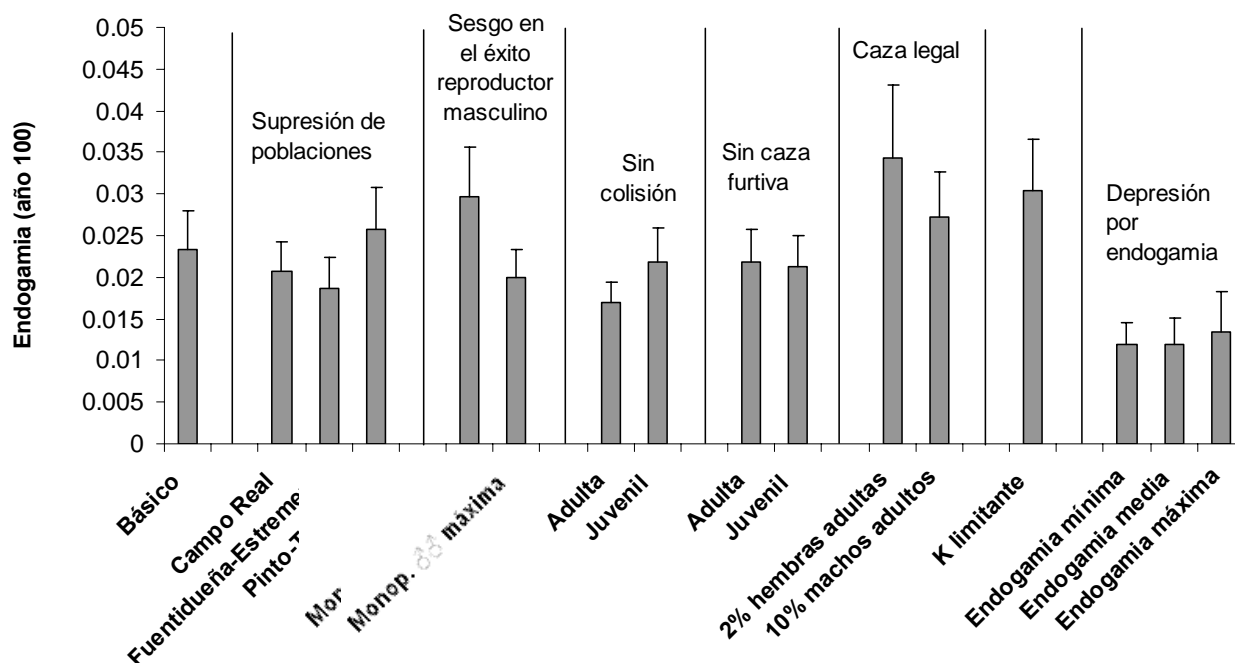


Figura 8.11. Coeficiente de endogamia de la metapoblación (1- heterocigosidad observada) en el año 100 de simulación para diferentes escenarios simulados (de izquierda a derecha): *Básico*, *Básico con supresión de poblaciones*; *Monopolización de las hembras por parte de los machos –mínima y máxima–*; *Básico sin colisión adulta y juvenil*; *Básico sin caza furtiva adulta y juvenil*; *Básico incluyendo extracción por caza –2% de hembras y 10% machos adultos–*; *Hábitat limitante*; *Efectos de la depresión por endogamia –valores de letales equivalentes mínimos, medios y máximos–*. Las barras de error representan la desviación estándar basada en 1.000 simulaciones (500 simulaciones en el caso de los escenarios que incluyen depresión por endogamia).

DISCUSIÓN

Los modelos desarrollados en este capítulo utilizando VORTEX, al igual que los que se elaboraron en el capítulo anterior con RAMAS, consideran de forma explícita la dinámica de las poblaciones locales, de manera que proporcionan un mayor realismo en las estimas de viabilidad (Lopez & Pfister 2001). Este realismo es aún mayor en los modelos del presente capítulo, por estar basados en individuos, especialmente en lo que respecta a la simulación del éxito reproductor desigual existente en los machos de la especie (ver capítulo 1 de esta Memoria) y a los efectos de la endogamia sobre la persistencia de las poblaciones.



Las predicciones muestran que la metapoblación es viable bajo las condiciones actuales, dando riesgos de extinción nulos incluso bajo el escenario más pesimista de hábitat limitante. Esto hace que tras 100 años de simulación, en el escenario que presenta una capacidad de carga restrictiva (y por tanto el más realista), la población haya aumentado un 63% con respecto a sus efectivos en 1998. No obstante, el escenario real debe ser una combinación de varios de los escenarios simulados (actuando simultáneamente la depresión por endogamia, la denso-dependencia inversa y una capacidad de carga restrictiva) de manera que la evolución futura de la metapoblación será bastante menos optimista que la que muestran las simulaciones. Como ya se mencionó en el capítulo previo, todas las incertidumbres asociadas a las estimas hacen que los resultados de los modelos de viabilidad, más que como predicciones absolutas acerca de riesgos de extinción, deban interpretarse en términos relativos, en comparación con los resultados de otros modelos que representen diferentes hipótesis o asunciones (Akçakaya & Raphael 1998, Coulson *et al.* 2001, McCarthy *et al.* 2001, Ellner *et al.* 2002). Esta es la finalidad que se ha dado a los modelos en este trabajo, y en la que se basan las conclusiones que figuran a continuación.

Validación del modelo

Las estimas derivadas de datos de 1998-2006 no parecen adecuadas para la modelación de la etapa previa (1988-1998) en los modelos elaborados con VORTEX, produciéndose una infraestima considerable cuando se comparan las proyecciones de las simulaciones con los efectivos reales observados en 1998. Aunque la validación en un sentido estricto debería realizarse con datos independientes, de acuerdo con Rykiel (1996) un modelo es válido si es aceptable de acuerdo con los objetivos perseguidos en la modelación, y por tanto reúne unos requerimientos específicos establecidos por los autores del modelo (Schtickzelle & Baguette 2004). Nosotros buscábamos un modelo que reflejara lo suficientemente bien el comportamiento de la metapoblación como para permitirnos evaluar el impacto relativo de diversos factores. Cuando simulamos el mismo período utilizado en la calibración del modelo los resultados son mucho más parecidos a los observados en el censo de primavera. Esto no hace más que reflejar la situación que ya se observara en el capítulo 4 de este trabajo: el crecimiento poblacional fue elevado hasta 1998 y a partir de ese momento sufrió una ralentización, posiblemente como consecuencia de efectos de denso-dependencia (ver capítulo 4 en esta misma Memoria), de manera que los parámetros detectados desde 1998 estarían reflejando una situación de crecimiento metapoblacional inhibido por una mayor densidad de ejemplares o por una mayor presión antrópica (la densidad de la población humana y de infraestructuras ha crecido considerablemente desde 1988: ver capítulos 4, 6 y 7). Este problema no se detectaba al utilizar RAMAS porque los modelos

derivados de este programa sobrestimaban los efectivos poblacionales durante el período 1998-2006, de manera que al simular escenarios más optimistas, sí daban un ajuste aceptable en la etapa previa (1988-1998), en la que el crecimiento fue más elevado.

No obstante, VORTEX sigue infraestimando los efectivos poblacionales de acuerdo con la validación basada en datos de 1998-2006. La necesidad de aplicar tasas de mortalidad máximas a los machos a partir del cuarto año de edad (pues VORTEX no permite distinguir diferentes supervivencias a partir de la edad de madurez sexual) puede haber provocado una sobrestima de dicha tasa puesto que, como se veía en el capítulo 5, esta mortalidad máxima sólo debe de afectar a los machos de más edad (media de 7-8 años). Esta infraestima se produce en el sexo masculino, mientras que en el femenino existe, en general, una ligera sobrestima. El sexo limitante, dada la condición poligínica de la especie, es el femenino de manera que, atendiendo a las hembras, las proyecciones de los modelos podrían ser incluso más optimistas que la evolución real que tendrá lugar en el sistema. Debemos recordar que ningún modelo representa una descripción exacta de la realidad. Sin embargo, las simulaciones reflejan el comportamiento del sistema real con suficiente precisión como para permitirnos conocer mejor su funcionamiento y poder determinar la importancia de diferentes factores en la persistencia de la metapoblación.

Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad realizado con VORTEX proporciona prácticamente los mismos resultados que se derivaban de los modelos simulados en RAMAS en el capítulo previo. Al existir relaciones de naturaleza no lineal entre los valores de los parámetros de entrada y la tasa de crecimiento exponencial (r) el análisis de sensibilidad más correcto es el obtenido a partir de regresión (Hunter *et al.* 2000). Sin embargo existe una concordancia entre los resultados obtenidos mediante S_{prop} (Kohlmann *et al.* 2005) y los procedentes de la regresión, lo que convierte a este coeficiente en una medida rápida y menos costosa de evaluar la sensibilidad de los parámetros de un modelo, siempre y cuando las diferencias relativas entre parámetros se mantengan a lo largo de todo el espectro de variación explorado.

El análisis de sensibilidad en VORTEX corrobora la importancia de la supervivencia adulta que ya se detectara en el capítulo anterior, a pesar de la mayor variabilidad natural existente en la tasa de supervivencia juvenil (Eberhardt 2002, Gaillard *et al.* 2003). Por otra parte, el número de hembras que logra reproducirse con éxito es mucho más variable entre años que el tamaño de familia (ver capítulo 4 de esta Memoria). Esto explica que sea la proporción de



hembras reproductoras el parámetro más sensible cuando lo que se considera son cambios proporcionales en la variabilidad. Sin embargo, cuando los cambios se producen en el valor absoluto del parámetro, es el tamaño de familia el que presenta un mayor impacto en la tasa de crecimiento poblacional. Estos resultados reflejan de nuevo la reducción que ha debido tener lugar en la varianza de las tasas demográficas más sensibles (supervivencia adulta y tamaño de familia) como consecuencia de la selección natural (Saether & Bakke 2000, capítulos 5 y 7 en esta Memoria). Estos resultados son importantes de cara a la gestión de las poblaciones. De este modo, es posible aprovechar la mayor dependencia de las condiciones ambientales existente, tanto en el número de hembras que se reproducen como en la supervivencia juvenil después de la emancipación, realizando un manejo adecuado del hábitat. Por otra parte, la baja variabilidad en la supervivencia adulta impedirá grandes incrementos en ella a partir de mejoras en la calidad del medio, pero resultará prioritario en la conservación no disminuir de forma artificial esta supervivencia por debajo de la variabilidad natural existente.

El efecto de la poliginia en la sensibilidad de los parámetros también se observa en los modelos realizados utilizando VORTEX. Las tasas de supervivencia de las hembras (adultas o juveniles) son mucho más determinantes en la persistencia de las poblaciones que las que presentan los individuos del sexo masculino. Por eso las medidas para la gestión de las poblaciones que se planteen deberán dirigirse con especial atención a las hembras que componen el sistema. Sin embargo, la supervivencia de los machos adultos es más importante que la supervivencia juvenil, a diferencia de lo que sucedía cuando se modelaba en RAMAS. La razón de esta diferente sensibilidad se debe a que VORTEX permite incluir una limitación en el número de machos que pueden reproducirse en la población, lo que hace más restrictivo para el crecimiento demográfico el número de machos adultos presentes.

Factores artificiales de mortalidad

Colisión contra líneas eléctricas

El principal factor de mortalidad en la fracción adulta de la población lo constituye la mortalidad por colisión contra tendido (capítulo 5 de la presente Memoria). Su eliminación de la tasa global de mortalidad representaría, de acuerdo con el modelo, un incremento de 1,7 veces la tasa de crecimiento media de la metapoblación en los próximos 100 años. Debido a la diferente sensibilidad en las tasas de supervivencia de jóvenes y adultos, que ya se ha descrito previamente, la muerte por colisión de la fracción juvenil de la población sólo implica un aumento en el tamaño final de la metapoblación muy pequeño, si se lo compara con el producido cuando la afectada es la población

adulta. Los accidentes por colisión pueden tener lugar durante los desplazamientos diarios de los animales o cuando realizan movimientos dispersivos o estacionales. Este tipo de mortalidad artificial puede evitarse, o al menos reducirse, mediante medidas como el enterramiento o desviación de las líneas, o la colocación de espirales salvapájaros (Alonso *et al.* 1994). A pesar de que en los modelos planteados se ha asumido que la importancia de la colisión sobre la especie es la misma a lo largo de toda el área de estudio, las diferentes características de las líneas presentes (tensión, disposición de los conductores, situación espacial y dirección de la línea) hacen necesario un estudio del riesgo diferencial que suponen para las avutardas cada una de ellas, para orientar de la forma más adecuada las medidas para la eliminación o minimización de este factor de mortalidad (Ferrer & Janss 1999).

Caza furtiva

La caza furtiva tiene un efecto similar, aunque de una magnitud notablemente inferior al producido por la colisión con líneas eléctricas. Su supresión, especialmente de la población adulta, también contribuye a aumentar la tasa media de crecimiento de la metapoblación. Estos resultados también están acordes con los que proporcionaban los modelos del capítulo anterior elaborados con RAMAS.

Para este factor de mortalidad artificial también se ha realizado una asunción no realista de una presión homogénea en todas las poblaciones locales, porque no fue posible calcular este factor para poblaciones específicas, debido al bajo tamaño muestral disponible. No obstante, los resultados nos demuestran la importancia de la caza furtiva en la futura persistencia de la metapoblación, y la necesidad de identificar las poblaciones locales que están en riesgo, para efectuar acciones de gestión (como el aumento de la vigilancia en las zonas más afectadas) encaminadas a reducir esta mortalidad de origen humano en el área de estudio.

Extracción de individuos (simulación de caza legal)

Aunque la caza de hembras jóvenes no tiene una repercusión tan elevada sobre el crecimiento de la población como la muerte de los ejemplares adultos de este sexo, es difícil distinguir jóvenes del año de hembras adultas a partir del mes de septiembre (y la veda de caza se abre en el mes de octubre) debido a que las hembras jóvenes han crecido ya lo suficiente como para no ser posible su diferenciación de las de más edad. También es difícil distinguir machos de hembras durante los meses del invierno, ya que los machos no exhiben su característico plumaje de cortejo, y los dos sexos se mantienen en bandos separados haciendo difícil su sexado a través de la comparación de tamaños entre individuos de distinto sexo. Los machos sí son claramente distinguibles



de sus compañeras cuando han adquirido su plumaje nupcial. Sin embargo, debido al complejo sistema de apareamiento, el período que comprende el cortejo es uno de los más sensibles para la especie (junto con la crianza de los pollos) y durante el mismo se deberían minimizar cualquier tipo de molestia para la especie incluida, la caza.

Dados los resultados de los análisis, la caza de hembras no debería iniciarse en ningún caso de manera legal en un plazo medio-largo de tiempo, por el fuerte impacto negativo que tiene sobre el crecimiento de todas las poblaciones locales. La extracción selectiva de una pequeña fracción de machos adultos presentes en cada población local (10%) no tendría unas elevadas repercusiones demográficas, pero sin embargo sí que supondría un incremento en los niveles de endogamia presentes. Además, dicha extracción sólo podría realizarse en las poblaciones de mayor tamaño (las más pequeñas como *Pinto-Torrejón* y *Fuentidueña-Estremera* sólo tienen 60 y 30 machos, respectivamente) y son precisamente estas poblaciones locales de mayor tamaño (*Valdetorres*, *Daganzo-Camarma*, *Campo Real*) las que presentan tasas de crecimiento cercanas o inferiores al equilibrio, así como las desviaciones mayores en la razón de sexos. Finalmente, las molestias que la caza supondría al conjunto de la población, la posibilidad de disparar una hembra en lugar de un macho por un error en la identificación y el incremento en la endogamia, con sus consiguientes consecuencias deletéreas (ver apartado a continuación), no hacen recomendable tampoco, por el momento, la caza de machos.

Variabilidad genética y endogamia

La avutarda es una especie que presenta una alta varianza en el éxito reproductor, un fuerte sesgo en la proporción de sexos y una larga esperanza de vida de los individuos, todos ellos factores que contribuyen a reducir el tamaño efectivo de las poblaciones. Una metapoblación, como sistema total de subpoblaciones, debe tener un tamaño efectivo de al menos 500-1.000 ejemplares con el fin de garantizar la seguridad genética en un plazo temporal prolongado (Allendorf & Ryman 2002). El tamaño global de nuestra metapoblación (más de 1.500 individuos en la primavera de 2006) puede hacer pensar que la endogamia no es un problema en nuestro sistema. Sin embargo, metapoblaciones de tamaño considerable que están fragmentadas en subunidades parcialmente aisladas pueden sufrir una pérdida de variabilidad mucho más rápida que la que se produciría en caso de existir una única población (Lacy 2000).

La reproducción entre individuos emparentados no suelen darse en poblaciones naturales porque existen mecanismos que permiten evitarlo (Ralls *et al.* 1986). En la avutarda se piensa que el patrón dispersivo sexualmente

diferencial permite minimizar la consanguinidad existente, al evitar los emparejamientos entre familiares cercanos (Alonso *et al.* 1998). Sin embargo, cuando el tamaño de población se reduce, aumentan las probabilidades de reproducción entre parientes, con el consiguiente aumento de los niveles de endogamia. Este aumento en la endogamia puede tener como resultado un descenso en la fertilidad y un aumento de la mortalidad de los individuos, debido a la fijación de alelos recesivos deletéreos, es decir, puede producir una depresión por endogamia (Hedrick & Kalinowski 2000). No hay certeza de que la endogamia vaya a tener estos efectos negativos en las tasas demográficas de las poblaciones de estudio, ya que hay ejemplos de poblaciones que presentando una baja variabilidad genética han sobrevivido largo tiempo en libertad sin extinguirse, como el guepardo (Caro 2000) o los osos grizzly en las islas Kodiak (Waits *et al.* 1998). Sin embargo, una reducción en la variabilidad genética siempre disminuye las posibilidades de adaptación de una especie frente a cambios en el medio, haciéndola más vulnerable al riesgo de extinción (Allendorf & Leary 1986, Frankham 1995) y también existen numerosas evidencias de la disminución en la eficacia biológica de poblaciones silvestres como consecuencia del efecto de la depresión por endogamia (Frankham 1995, Lacy 1997, Caro 2000, Brook *et al.* 2002).

Aunque la avutarda presenta una elevada capacidad de desplazamiento (como demuestran los movimientos de dispersión juvenil de hasta 168 km y los estacionales de 261 km que se han constatado en ejemplares radiomarcados en la Península Ibérica, ver Martín 2001 y Palacín 2007), existen restricciones comportamentales al establecimiento de individuos en poblaciones alejadas de la natal, hecho que se refleja en la estructura genética encontrada en las hembras de la metapoblación. Esta estructura es producto de una elevada fidelidad a los lugares de reproducción, una vez que el ejemplar adulto ha decidido establecerse como reproductor, y a que el intercambio genético sólo se produce a través de jóvenes dispersantes, fundamentalmente machos, debido a la marcada filopatría de las hembras (Martín 2001, Martín *et al.* 2002). Esta limitación comportamental en las capacidades dispersivas se ve potenciada por la tendencia de los individuos a establecerse en poblaciones con elevado número de coespecíficos (Alonso *et al.* 2004, Martín *et al.* 2008; ver apartado siguiente). Por otra parte, las elevadas mortalidades a las que están sometidos los individuos del sexo masculino en el área de estudio contribuyen a disminuir el número real de machos reproductores (y por consiguiente el tamaño efectivo de la metapoblación). Finalmente, el número de machos que se reproducen con éxito es notablemente inferior al número total de machos adultos disponibles, debido a que sólo unos pocos machos del total llegan a copular con las hembras (Magaña 2007). Estos cinco fenómenos (fidelidad a los lugares de reproducción, filopatría de las hembras, atracción coespecífica, desviación en la proporción de sexos y sesgo en el éxito reproductor de los machos) conducen a pérdidas de



variabilidad genética que son más notorias en las poblaciones de menor tamaño (*Fuentidueña-Estremera y Aranjuez*).

Las recomendaciones para garantizar la persistencia futura de una población hablan de retener alrededor del 95% de la heterocigosidad inicial durante un período de 100 años, de manera que una acumulación del 5-10% de consanguinidad durante 100-200 años en un contexto de PVA parece una estima razonable de la mayor pérdida de heterocigosidad aceptable (Allendorf & Ryman 2002). La pérdida de variabilidad genética de nuestro sistema en 100 años no alcanza el 5% de la variabilidad de partida. No obstante, hay que tener en cuenta que la variabilidad genética inicial de los modelos se ha sobrevalorado. En VORTEX se asume que al inicio de la simulación ningún individuo está emparentado, de forma que la medida de la endogamia al fin de la proyección se está subestimando. De este modo, se podrían estar pasando por alto problemas genéticos ya existentes, o de inminente aparición, en poblaciones que ya han perdido mucha variación genética. Las avutardas del área de estudio parecen haber estado recuperándose de un considerable descenso demográfico previo a la prohibición de su caza en el año 1980 (Palacín 2007). Este descenso debió reducir notablemente la variabilidad genética existente en estas poblaciones. Existe una segunda causa de subestima de los niveles de endogamia simulados por los modelos: VORTEX asume que la depresión por endogamia sólo afecta a la supervivencia juvenil, a pesar de que puede repercutir también negativamente en otras tasas demográficas, como el tamaño de puesta o la supervivencia adulta, de acuerdo con la evidencia empírica existente (Allendorf & Ryman 2002).

Sin embargo, existe una fuente de diversidad genética que no se ha tenido en cuenta en los modelos. Al asumirse que la metapoblación es un sistema aislado, no se ha considerado la entrada de nuevos alelos a través de inmigrantes procedentes de poblaciones externas (provincias de Toledo, Guadalajara o Segovia, Palacín 2007). Aunque la existencia de esta entrada de ejemplares a la metapoblación es indiscutible, por el momento se desconoce cuál pueda ser su magnitud.

Atracción coespecífica

El modelo de dispersión que mejor ajusta los datos de campo es aquel en el que las decisiones de dispersión dependen, no sólo de la distancia geográfica entre las poblaciones locales, sino del número de individuos que ocupan la población receptora, apoyando la hipótesis de la atracción coespecífica (capítulos 4, 6 y 7 de esta Memoria, Alonso *et al.* 2004). Estos resultados vienen a respaldar los obtenidos previamente (capítulo 7) utilizando simulaciones en RAMAS.

Los patrones de atracción por la presencia de otros miembros de la especie facilitan la búsqueda de parejas (Stephens & Sutherland 1999) y la identificación de hábitat óptimo por parte de los jóvenes (Doligez *et al.* 2002, Sergio & Porteriani 2005, Ahlering & Faaborg 2006). Serrano *et al.* (2005) encuentran en cernícalos primilla (*Falco naumanni*) que los individuos tienen mayor probabilidad de dispersarse hacia colonias de gran tamaño que hacia las pequeñas, utilizando el tamaño de colonia al inicio de la temporada reproductora como un indicativo del éxito reproductor existente en dicha colonia. También observan que, aunque la supervivencia de los adultos se incrementa en las colonias de mayor tamaño, como consecuencia de un descenso en el riesgo de depredación, la proporción de juveniles disminuye con el tamaño de colonia. Por eso en el caso de los primillas, la formación de nuevas colonias es relativamente baja, a pesar de la elevada disponibilidad de lugares vacíos que colonizar, de las tendencias positivas de la población y de las altas tasas de dispersión. Estos autores proponen también que los efectos de Allee podrían disminuir el crecimiento de colonias recién fundadas, reduciendo las posibilidades de expansión de la población. De este modo, desde una perspectiva evolutiva, podría hipotetizarse que deberían haberse seleccionado fenotipos que se reprodujeran sólo en colonias grandes (Holt 1995). Esta dinámica es muy similar a la que observamos en nuestras poblaciones de estudio, en las que no se ha detectado la ocupación de ningún nuevo *lek* en los últimos 20 años. Aunque en la avutarda el riesgo de depredación de la población adulta es escaso, el sistema de apareamiento de tipo *lek* predice que los individuos preferirán establecerse en aquellos grupos reproductores que presenten mayor número de individuos. En los *leks* más poblados, el sesgo en el éxito reproductor de los machos de avutarda se reduce (Alatalo *et al.* 1992, Höglund & Alatalo 1995, Widemo 1998) y aumentan las posibilidades de selección de la mejor pareja en el caso de las hembras (Morales 2000). Además, en el caso de especies promiscuas como la avutarda, la elección de poblaciones de mayor tamaño por parte de los individuos reduciría las probabilidades de emparejarse con ejemplares emparentados, disminuyendo los niveles de endogamia (Frankham 1996) descritos en el apartado anterior. Sin embargo, este patrón que resulta ventajoso para facilitar los emparejamientos y la selección de hábitat adecuado en el caso de los ejemplares jóvenes poco experimentados (Osborne 2005), puede conducir a situaciones en las que la competencia por los recursos y por los lugares de cría conlleven una merma en la productividad de la población. Esto explicaría por qué la población local que actualmente cuenta con mayor número de ejemplares (Valdetorres-Talamanca) es también la que presenta uno de los números de hembras reproductoras más bajos.

Los patrones de dispersión antes de la saturación, entendida como una dispersión antes de que se alcance la capacidad de carga del sistema (Swenson 1998), permiten a las especies que los presentan afrontar mejor la fragmentación



del hábitat, pero no parecen estar teniendo lugar en la avutarda en el área de estudio. En años recientes se ha observado como algunas áreas incluidas dentro de las poblaciones ya existentes, y utilizadas de forma esporádica, han comenzado a presentar también, por vez primera, machos exhibiéndose en primavera (datos propios de zonas de los términos municipales de Fuente el Saz de Jarama y Fresno de Torote). Parece que, hasta el momento, el coste de establecerse en un lugar vacío en el que no existen posibilidades de reproducción ha sido más fuerte que los costes derivados de situaciones de alta densidad de población, porque la expansión de las poblaciones locales está llevándose a cabo más por un proceso de “difusión” desde áreas ya ocupadas que por una dispersión y establecimiento en zonas previamente vacías. La razón de este patrón de crecimiento poblacional, sin ocupación de nuevas zonas, al menos desde 1987, debe ser la atracción coespecífica, que estaría dificultando la colonización de otras áreas que presentan también un hábitat óptimo (Lane *et al.* 2001, Osborne *et al.* 2001, Alonso *et al.* 2004, Martín *et al.* 2008, capítulo 6 del presente trabajo). Estas zonas permanecen vacías, a pesar de que las densidades actuales parecen ser ya lo suficientemente elevadas como para provocar una disminución en la tasa de crecimiento de determinadas poblaciones locales.

Efectos de Allee

El patrón de atracción coespecífica descrito previamente debe haber surgido también como una adaptación evolutiva para evitar los efectos negativos de una denso-dependencia inversa. En la avutarda los efectos de Allee (disminución en las proporciones de hembras reproductoras producida por un bajo número de coespecíficos en la población) serían consecuencia del complejo sistema de emparejamiento de manera que, a bajas densidades poblacionales, los mecanismos a través de los que opera la selección de parejas en la especie no podrían darse con normalidad (Stephens & Sutherland 1999). La existencia de efectos de Allee supondría, de acuerdo con las simulaciones, un considerable descenso en la tasa de crecimiento metapoblacional. En el sistema de estudio, aunque existen poblaciones locales de gran tamaño, también hay otras con un número de ejemplares totales en torno al centenar de individuos (y cercanas por tanto a lo que se consideran poblaciones de pequeño tamaño, sujetas a riesgos de extinción estocásticos, ya sean ambientales, demográficos o genéticos; Lacy 2000a). A todos estos riesgos se suman los efectos denso-dependientes. Por eso, es en estas poblaciones más pequeñas donde deben hacerse los mayores esfuerzos de conservación, para evitar que sus efectivos descendan por debajo de un umbral crítico del que después sea difícil recuperarlas.

Incertidumbres en los parámetros y la estructura del modelo

Las incertidumbre existentes en las estimas de productividad (especialmente en las poblaciones de *Pinto-Torrejón* y de *Valdetorres-Talamanca*), así como la asunción poco realista de considerar la metapoblación como un sistema cerrado, ya se discutieron en el capítulo previo sobre modelos con RAMAS-GIS, y afectan por igual a los modelos desarrollados en este capítulo. A pesar de las incertidumbres existentes en cualquier modelo, el comportamiento del sistema simulado se ajusta suficientemente bien al sistema real como para obtener conclusiones de utilidad aplicables a la futura gestión de la avutarda en el área de estudio (ver a continuación el capítulo 9 de la presente Memoria). La coherencia obtenida entre los modelos desarrollados en este capítulo con VORTEX y aquellos que se elaboraron a través de RAMAS-GIS en el capítulo anterior, refuerza la credibilidad de los resultados obtenidos, a pesar de que algunas de las premisas entre unos y otros modelos difieran.

En el capítulo siguiente, y último de esta Memoria, se resume el trabajo realizado y se detallan, a modo de conclusión, cuáles son las medidas más adecuadas, de acuerdo con los resultados obtenidos, que deberían llevarse a cabo para garantizar en el futuro la tendencia positiva existente actualmente en la metapoblación.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahlering, M. A. & Faaborg, J. 2006. Avian habitat management meets conspecific attraction: if you build it, will they come? *Auk* 123:301-312.
- Akçakaya, H. R. & Raphael, M. G. 1998. Assessing human impact despite uncertainty: viability of the northern spotted owl metapopulation in the northwestern USA. *Biodiversity and Conservation* 7: 875-894.
- Akçakaya H.R. & Sjögren-Gulve, P. 2000. Population viability analysis in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins* 48: 9-21.
- Alatalo, R.V., Höglund, J., Lundberg, A., & Sutherland, W.J. 1992. Evolution of black grouse leks: female preferences benefit males in larger leks. *Behavioural Ecology* 3: 53-59.
- Allee, W. C. [et al.]. 1949. *Principles of Animal Ecology*, Saunders. Filadelfia.



- Allendorf, F. W. & Leary, R. F. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. Pp 57-76 En: Soulé, M.E. (ed.). *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Allendorf, F. W. & Ryman, N. 2002. The Role of Genetics in Population Viability Analysis. En: Beissinger, S. R. & McCullough, D. R. (eds.). *Population Viability Analysis*: 50-85. University of Chicago Press. Chicago.
- Alonso, J.C., Alonso, J. A. & Muñoz-Pulido, R. 1994. Mitigation of bird collisions with transmission lines through groundwire marking. *Biological Conservation* 67: 129-134.
- Alonso, J. C., Martín, E., Alonso, J. A. & Morales, M. B. 1998. Proximate and ultimate causes of natal dispersal in the great bustard, *Otis tarda*. *Behavioral Ecology* 9: 243-252.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2003. Distribution, size and recent trends of the great bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola* 50 (1): 21-29.
- Alonso, J.C., C.A., Martín, J.A., Alonso, C., Palacín, M. Magaña & Lane, S.J. 2004. Distribution dynamics of a great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiversity and Conservation* 13: 1659-1674.
- Amarasekare, P. 1998. Allee Effects in Metapopulation Dynamics. *The American Naturalist* 152 (2): 298-302
- Ballou, J. D. 1997. Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression in mammalian populations. *Journal of Heredity*, 88: 169-178.
- Beinssinger, S. R. & Westphal, M. I. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* 62: 821-841.
- Brito, D. & Figueiredo, M. D. L. 2003. Minimum viable population and conservation status of the Atlantic Forest spiny rat *Trinomys eliasi*. *Biological Conservation* 113(1):153-158.
- Brook, B. W., O'Grady, J. J., Chapman, A. P. et al. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385-387.

- Brook, B. W., Tonkyn, D. W., O'Grady, J. J. & Frankham, R. 2002. Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species. *Conservation Ecology* 6:16 [online].
- Byers, D. L. & D. M. Waller. 1999. Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 479-513.
- Caro, T. M. 2000. Controversy over behaviour and genetics in cheetah conservation. En: Gosling, L. M. & Sutherland, W. J. (eds.). *Behaviour and conservation*: 221-237. Cambridge University Press. Cambridge.
- Coulson, T., Mace, G., Hudson, E. & Possingham, H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *TREE* 16(5): 219-221.
- Combreau, O., F. Launay & Lawrence, M. 2001. An assessment of annual mortality rates in adult-sized migrant houbara bustards (*Chlamydotis (undulata) macqueenii*). *Animal Conservation* 4(2):133-141.
- Courchamp, F. Clutton-Brock, T. & Grenfell, B. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *TREE* 14(10): 405-410.
- Cross, P. & Beissinger, S. R. 2001. Using Logistic Regression to Analyze the Sensitivity of PVA Models: a Comparison of Methods Based on African Wild Dog Models. *Conservation Biology* 15 (15): 1335-1346.
- DeAngelis, D. L. & Gross, L. J. (eds). 1992. *Individual-based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman and Hall. Nueva York.
- Eberhardt, L. L. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. 2002. *Ecology* 83(10): 2841-2854.
- Ellner, S., Fieberg, J., Ludwig, D. & Wilcox, C. 2002. Precision of Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 16 (1): 258-261.
- Ferrer, M. & Janss, G. 1999. *Aves y líneas eléctricas. Colisión, Electrocución y Nidificación*. Quercus. Madrid.
- Fielder, P.L. & Jain, S. K. 1992. *Conservation biology*. Chapman & Hall. Londres.
- Frankham, R. 1995. Inbreeding and extinction: a threshold effect. *Conservation Biology* 9: 792-799.



- Gaillard, J. M. & Yoccoz, N. G. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84(12): 3294-3306.
- Grimm, V. & Railsback, S. F. 2005. *Individual-Based Modelling and Ecology*. Princeton University Press. Princeton.
- Glutz U.N., Bauer K.M. & Bezzel E. 1973. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Vol. 5. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt.
- Harris, R. B., Shaffer, M. L. & Maguire, L.A. 1987. Sample Sizes for Minimum Viable Population Estimation. *Conservation Biology* 1 : 72-76.
- Hedrick, P. W. 1994. Purging inbreeding depression and the probability of extinction: full-sib mating. *Heredity* 73: 363-372.
- Hedrick, P. W. & Kalinowski, S. T. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *A. Rev. Ecol. Syst.* 31: 139-162.
- Höglund, J. & Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press. Princeton.
- Holt, R. D. 1995. Demographic constraints in evolution: towards unifying the evolutionary theories of senescence and niche conservatism. *Evolutionary Ecology* 10: 1-11.
- Hunter, C. M., Moller, M. & Fletcher, D. 2000. Parameter uncertainty and elasticity analyses of a population model: setting research priorities for shearwaters. *Ecological Modelling* 134: 299-323.
- Keller L. 1998. Inbreeding and its fitness effects in an insular population of song sparrows (*Melospiza melodia*). *Evolution* 52: 240-250.
- Kelly, M. J. & Durant, S. M. 2000. Viability of the Serengeti Cheetah Population. *Conservation Biology* 14(3): 786-797.
- Kohlmann, S. G., Schmidt, G. A. & Garcelon, D.K. 2005. A population viability analysis for the Island Fox on Santa Catalina Island, California. *Ecological Modelling* 183:77-94.
- Lacy, R.C. 1993a. VORTEX: A computer simulation model for Population Viability Analysis. *Wildlife Research* 20: 45-65.
- Lacy, R.C. & Clark, T.W. 1993b. Simulation modeling of American marten populations: Vulnerability to extinction. *Great Basin Naturalist* 53: 82-292.

- Lacy, R.C. 1997. Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of Mammalogy* 78: 320-335.
- Lacy, R. C. & Ballou, J. D. 1998. Effectiveness of selection in reducing the genetic load in populations of *Peromyscus polionotus* during generations of inbreeding. *Evolution* 52: 900-909.
- Lacy, R.C. 2000a. Considering threats to the viability of small populations. *Ecological Bulletins* 48: 39-51.
- Lacy, R.C. 2000b. Structure of the VORTEX simulation model for population viability analysis. *Ecological Bulletins* 48: 191-203.
- Lindenmayer, D.B. & Lacy, R.C. 1995. Metapopulation viability of arboreal marsupials in fragmented old-growth forests: comparison among species. *Ecological Applications* 5: 183-199.
- Lindenmayer, D.B., M.A. Burgman, H.R. Akcakaya, R.C. Lacy, & Possingham, H.P. 1995. A review of the generic computer programs ALEX, RAMAS/space and VORTEX for modelling the viability of wildlife populations. *Ecological Modelling* 82:161-174.
- Lopez, J. E. & Pfister, C. A. 2001. Local population dynamics in metapopulation models: implications for conservation. *Conservation Biology* 15: 1700-1709.
- Lomnicki, A. 1999. Individual-based models and the individual-based approach to population ecology. *Ecological Modelling* 115: 191-198.
- Magaña, M. 2007. *Comportamiento reproductivo de la Avutarda Común*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Marmontel, M., Humphrey, S. R. & O'Shea, T. J. 1997. Population viability analysis of the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*), 1976-1991. *Conservation Biology* 11(2): 467-481.
- Martín, C. A. 2001. *Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A., Alonso, J. C. , Alonso, J. A., Pitra, C. & Lieckfeldt, D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. *Proceedings Royal Society London B* 269: 119-125.



- Matthews, F. & MacDonald, D. W. 2001. The sustainability of the common crane (*Grus grus*) flock breeding in Norfolk: insights from simulation modelling. *Biol. Cons.* 100: 323-333.
- McCarthy, M.A., Possingham, H. P., Day, J. R. & Tyre, A. J. 2001. Testing the Accuracy of Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 15(4): 1030-1038.
- Miller, P.S. & Lacy, R.C. 2005. VORTEX. A stochastic simulation of the simulation process. Version 9.50 user's manual. Conservation Breeding Specialist Group (IUCN/SSC). Apple Valley. Minnesota.
- Mills, L. S., & Smouse, P. E. 1994. Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *American Naturalist* 144: 412-431.
- Mills, L.S., Hayes, S.G., Baldwin, C., Wisdom, M.J., Citta, J., Mattson, D.J., & Murphy, K. 1996. Factors leading to different viability predictions for a grizzly bear data set. *Conservation Biology*, 10: 863-873.
- Morales, M. B. 2000. *Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda* (*Otis tarda*). Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Morales, M. B., Alonso, J. C. & Alonso, J. A. 2002. Annual productivity and individual female reproductive success in a great bustard *Otis tarda* population. *Ibis* 114: 293-300.
- Osborne, P. E. 2005. Using GIS, remote sensing and modern statistics to study steppe birds at large spatial scales: a short review essay. En: Bota, G., Morales, M.B., Mañosa, S. & Camprodón, J. (eds.). *Ecology and conservation of steppe-land birds*. Lynx Ediciones & Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Barcelona.
- Palacín, C. 2007. *Comportamiento migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Plissner, J.H. & Haig, S.M. 2000. Viability of piping plover *Charadrius melodus* metapopulations. *Biological Conservation* 92(2): 163-173.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and populations regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.

- Ralls, K., Harvey, P. H. & Lyles, A. M. 1986. Inbreeding in natural populations of birds and mammals. Pp. 35-56. En: M. E. Soulé (ed.). *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland. Massachusetts.
- Ralls K, Ballou JD, Templeton A. 1988. Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals. *Conserv. Biol.* 2: 185-193.
- Rykiel, E. J. 1996. Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecol. Modell.* 90: 229-244.
- Saether, B. E. & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81(3): 642-653.
- Serrano, D., Oro, D., Ursúa, E. & Tella, J. L. 2005. Colony Size Selection Determines Adult Survival and Dispersal Preferences: Allee Effects in a Colonial Bird. *American Naturalist* 166 (2): E22-E31.
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31: 131-134.
- Stephens, P. A. & Sutherland, W. J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *TREE* 14(10): 401-405.
- Sterbetz, I. 1981. Comparative investigations into the reproductive behaviour of monogamous, polygamous and unmated Great Bustard populations in Southeastern Hungary. *Aquila* 87: 31-47.
- Swenson, J. E.; Sandegren, F. & Söderberg, A. 1998. Geographic expansion of an increasing brown bear population: evidence for presaturation dispersal. *Journal of Animal Ecology* 67: 819-826.
- Waits, L., Paetkay, D., Strobeck, C. & Ward, R. 1998. A comparison of genetic diversity in north American brown bears. *Ursus* 10: 307-314.
- Watkinson, A. R., Sutherland, W. J. 1995. Sources, Sinks and Pseudo-Sinks. *The Journal of Animal Ecology* 64 (1): 126-130.
- Widemo, F. 1998. Competition for females on leks when male competitive abilities differ: empirical test of a model. *Behavioral Ecology* 9: 427-431.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández, A. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain. *Ecological Monographs* 68: 539-571.



Zayed, A. & Packer, L. 2005. Complementary sex determination substantially increases extinction proneness of haplodiploid populations. *PNAS* 102(3): 10742-10746.



Capítulo 9

Resumen, conclusiones e implicaciones para la conservación

INTRODUCCIÓN

La presente tesis doctoral recopila, analiza e interpreta la información demográfica y espacial de las poblaciones de avutarda en la Comunidad de Madrid que el equipo de trabajo lleva recogiendo desde los años 80. Se han integrado todos los datos disponibles, desde una perspectiva científica, para poder identificar los mecanismos más importantes que están determinando la dinámica de la metapoblación existente. A continuación se discuten y resumen los resultados y conclusiones más notables presentados en este trabajo. Basándose en estos resultados se plantean, al final de este último capítulo, una serie de recomendaciones para una gestión con bases científicas de las poblaciones de la especie en el área de estudio.

DEMOGRAFÍA DE LA METAPOBLACIÓN (Capítulo 4)

En la Comunidad de Madrid y áreas adyacentes de provincias limítrofes pertenecientes a Castilla-La Mancha (Guadalajara y Toledo) sobreviven en la actualidad seis poblaciones de avutarda, constituidas por 17 *leks* o grupos reproductores diferentes, y que durante la primavera de 2006 (último año incluido en el presente estudio) contaron con 1.604 ejemplares mayores de un año (451 de los cuales resultaron ser machos y 1.153 pertenecientes al sexo femenino).

Estos efectivos actuales convierten a las avutardas madrileñas en un 5% del total de ejemplares estimados en España, y en el 2-3% del total mundial (Alonso *et al.* 2003, BirdLife International 2004).

De estas seis poblaciones sólo cuatro se encuentran incluidas, total o parcialmente, dentro de alguna figura de protección. Casi íntegramente dentro de suelo protegido están las dos poblaciones que ocupan los términos municipales de Valdetorres de Jarama, Talamanca de Jarama, Daganzo de Arriba y Camarma de Esteruelas, situadas dentro de la ZEPA nº139 (*Estepas cerealistas de los ríos Jarama y Henares*), de la ZEPA nº 167 (*Estepas cerealistas de la campiña*) y del LIC Cuencas de los Ríos Jarama y Henares (ES3110001). Estas dos

poblaciones, además, se encuentran incluidas por entero en la IBA nº 74 (Viada 1998). También está incluida en espacio protegido la población situada en el término municipal de Aranjuez, dentro de la ZEPA nº 119 (*Carrizales y sotos de Aranjuez*) y del LIC de las *Vegas, Cuestas y Páramos del Sureste* (ES3110006). Este último LIC, al igual que la ZEPA de los *Cortados y Cantiles de los Ríos Jarama y Manzanares* (ZEPA nº 142), el Parque Regional del Sureste y la IBA nº 73 (*Cortados y graveras del Jarama*) engloban, en parte, la población que ocupa los términos de Pinto y Torrejón de Velasco. La población de Campo Real, que sólo está parcialmente incluida dentro de la IBA nº 75 (*Alcarria de Alcalá*), y las poblaciones de Fuentidueña de Tajo y Estremera de Tajo, así como los dos *leks* del término de Torrejón de Velasco, no se encuentran bajo ninguna figura de protección en la actualidad.

Desde 1980 hasta 2006, la pérdida de hábitat adecuado ha producido la desaparición de, al menos, un área de exhibición de machos situada entre los términos de Brunete, Villanueva de la Cañada y Sevilla la Nueva, en la provincia de Madrid (RENATUR 1982) y, en época más reciente, de un área de cría en el término de Seseña (Toledo). También se ha reducido considerablemente el área que la especie ocupaba a finales de los 80 en numerosos términos municipales del área de estudio. La desaparición del hábitat agroestepario ha tenido lugar, incluso, en las poblaciones que se encuentran en espacios legalmente protegidos. Las causas de esta desaparición han sido la construcción de diversas infraestructuras, como carreteras, en los términos municipales de Seseña (Toledo), Torrejón de Velasco, Cobeña y Daganzo de Arriba (en Madrid); urbanizaciones, en término de Seseña (Toledo), Valdetorres de Jarama, Estremera de Tajo, Villanueva de la Torre, Meco, Camarma de Esteruelas, Fresno de Torote (en Madrid) y El Casar de Talamanca (en Guadalajara); centros penitenciarios, en Pinto, Fuentidueña de Tajo (Madrid); zonas industriales, en los términos de Campo Real, Pinto, San Martín de la Vega (los tres en Madrid) y Quer (Guadalajara); y la transformación de cultivos de secano en regadíos, en los términos municipales de Fuentidueña y Estremera de Tajo (ambos en Madrid). Además de esta pérdida a mayor escala, el abandono de numerosas parcelas dedicadas al cultivo de secano, y la construcción de vallados y edificaciones de escasa entidad, también han supuesto un deterioro del medio ocupado por la especie en el ámbito de trabajo.

Durante las dos últimas décadas la pérdida de grupos reproductores dentro del área de estudio se ha asociado no sólo con la pérdida de hábitat, sino también con factores de mortalidad artificial como la caza (*lek* de Navalcarnero, situado entre los términos municipales de Villamantilla, Griñón, Sevilla la Nueva y Navalcarnero, todos ellos en Madrid; Domínguez & Vigal 1982) o la colisión contra tendido, que ha sido la principal causa de la reducción reciente en el número de machos presentes en el *lek* del término de Cobeña, también en Madrid (Alonso *et al.* 2003).



A pesar de la menor experiencia del equipo al inicio del estudio, y de la menor superficie prospectada durante los censos realizados a finales de los 80 (Alonso & Alonso 1990), que arrojan unas cifras absolutas inferiores a las obtenidas en censos posteriores, los resultados apuntan a un crecimiento notable entre 1988 y 1997 (un 23% de media; Alonso *et al.* 2004) que se interpreta como una recuperación fruto de la prohibición de la caza de la especie, que tuvo lugar en 1980 (Alonso *et al.* 2003, Palacín 2007). Desde entonces, y hasta la fecha, la tendencia poblacional ha sido positiva, habiéndose incrementado la población existente en 1997 en cerca de un 60% diez años después. Sin embargo, la intensidad de este crecimiento no ha sido homogénea a lo largo de los casi 20 años de estudio. Durante la primera década la tasa de crecimiento fue más elevada que la experimentada por la población en los diez años posteriores. El crecimiento de la población tampoco ha afectado por igual a los dos sexos, de manera que, mientras que los incrementos en el número de hembras son notables en todas las poblaciones, en el caso de los machos han sido mucho más discretos, lo que ha producido un aumento del sesgo en la proporción de sexos existente desde 1988. Este sesgo más pronunciado en las poblaciones madrileñas y de áreas cercanas, refleja un peor estado de conservación en relación a otras poblaciones ibéricas, fruto de una mayor mortalidad masculina.

A pesar de la ralentización reciente en la tasa de crecimiento, aún no parece haberse superado la capacidad de carga a nivel metapoblacional. Por un lado, la serie anual desde 1998 de tasas de crecimiento no mantiene relación con el número de ejemplares en la primavera del año anterior en ninguna de las poblaciones locales, no reflejando limitación del crecimiento debida a la densidad poblacional. Por otra parte, las altas productividades observadas en 1996 y 1997 no parecen ser fruto de la menor densidad de avutardas que existía en la metapoblación en esos años, puesto que los pollos censados en 1988, 1989 y 1995, y aquellos contados durante el período 1998-2006, son similares. Además, datos de productividad del año 2007 (no incluidos en este estudio) muestran de nuevo unos valores elevados y próximos a los registrados en 1997. Por todo ello, y puesto que otros estudios (incluida la presente Memoria) indican que aún existe hábitat adecuado para la avutarda aún sin ocupar por la especie, se espera que continúe la tendencia positiva de la metapoblación en un futuro, siempre que las condiciones ambientales actuales se mantengan.

Sin embargo, el crecimiento en las poblaciones locales no es homogéneo, siendo las poblaciones con mayores productividades aquellas que presentan tasas de crecimiento más bajas, lo que sí podría ser indicativo de la existencia de efectos denso-dependientes a nivel local en algunas de las poblaciones. La dispersión tiene un efecto sincronizador en el sistema provocando que, en ausencia de sincronía en la productividad de las diferentes poblaciones locales, exista una relación exponencial negativa en el grado de correlación de las tasas de crecimiento locales y la distancia entre pares de poblaciones.

La probabilidad de dispersión guarda una relación potencial inversa con la distancia, por lo que el grado de fragmentación del paisaje al que están sometidas las poblaciones puede limitar y condicionar el normal intercambio de individuos dentro de la metapoblación de estudio.

MODELOS DE SUPERVIVENCIA (Capítulo 5)

Aunque en trabajos previos se ha estudiado la mortalidad de los jóvenes de avutarda en la Comunidad de Madrid y áreas limítrofes (Martín *et al.* 2007), esta es la primera vez que se estiman tasas de supervivencia para los adultos de la especie utilizando métodos estadísticos rigurosos (modelos lineales generalizados y estimas de máxima verosimilitud).

El pronunciado sesgo observado en la razón de sexos en las poblaciones de avutarda de la Comunidad de Madrid es el resultado de una mortalidad sexualmente diferencial que afecta con mayor intensidad al sexo masculino. De acuerdo con los resultados de nuestros análisis, la mortalidad alcanza en las poblaciones de estudio una diferencia máxima entre sexos a partir de la edad de madurez sexual de los individuos (cuarto año de edad). La mayor mortalidad adulta a lo largo del año coincide con el fin del período de cortejo y el período de cría, lo que sugiere que las cargas reproductoras en ambos sexos (la fuerte competición intrasexual, en el caso de los machos, y los costes de la inversión parental, que corren en exclusiva a cargo de las hembras) sean las responsables de un descenso en las tasas de supervivencia durante la edad adulta en relación a las etapas previas.

No obstante, como se ha observado ya en numerosas especies con larga esperanza de vida, en nuestras poblaciones de avutarda la mortalidad temprana (durante el primer año) es superior a la que experimentan los animales en momentos posteriores de su ciclo vital. Los resultados también muestran que la variabilidad interanual en la supervivencia juvenil es muy superior a la que presentan los ejemplares adultos, reflejando una reducción evolutiva de la varianza en las tasas demográficas que tienen una repercusión mayor en el crecimiento de las poblaciones (Saether & Bakke 2000; capítulos 7 y 8 de esta Memoria).

Los machos de avutarda en el área de estudio presentan una mortalidad natural superior a la observada en el sexo femenino (como consecuencia de su mayor tamaño, del sistema de apareamiento poligínico y por desarrollar movimientos dispersivos o estacionales de mayor envergadura que las hembras). A esta mortalidad natural más elevada de los machos se suma una mayor incidencia de factores artificiales de mortalidad, aunque las diferencias sexuales no hayan resultado ser estadísticamente significativas. Estos factores



artificiales son los responsables del mayor sesgo en la proporción de sexos encontrada en las poblaciones de la Comunidad de Madrid en relación a otras poblaciones ibéricas. La mortalidad por causas artificiales en el período adulto se debe, principalmente, a la colisión de aves contra los cables de líneas eléctricas, teniendo también esta causa de mortalidad una repercusión importante, aunque menor, en la fracción juvenil de la población. La caza furtiva también representa aún una fuente considerable de mortalidad para la especie en el área de estudio, tanto en los individuos adultos como en los juveniles.

Sin embargo, las causas de mortalidad que afectan a los jóvenes son diferentes de las que soportan los ejemplares adultos, no sólo cuantitativa sino también cualitativamente, lo que explica que no se haya encontrado una correlación entre la supervivencia juvenil (medida de manera indirecta a través de los pollos sobrevividos hasta el mes de septiembre) y la de los adultos. La disponibilidad de recursos tróficos, así como la presión de depredadores, son los principales factores limitantes en la supervivencia juvenil, mientras que en la edad adulta, son las causas artificiales las responsables mayoritarias de la mortalidad en la especie.

La relación encontrada entre el número de coespecíficos en el *lek* de nacimiento y la supervivencia es débil, aunque positiva, no reflejando la existencia de efectos denso-dependientes, y más bien parece tratarse de una correlación entre el número de individuos en primavera y la calidad del hábitat, que implicaría una capacidad de carga más elevada y mayor éxito reproductor (pollos con mejor condición corporal y por tanto con más probabilidades de supervivencia).

MODELOS DE HÁBITAT (Capítulo 6)

La dificultad de conseguir datos acerca del uso del espacio en especies amenazadas hace que, habitualmente, los modelos de idoneidad del hábitat se basen únicamente en datos de presencia-ausencia pertenecientes a una única temporada. Sin embargo, en nuestros modelos la información de carácter cuantitativo (densidad de la especie), así como la acumulación de series temporales de datos (período 1997.2006), han incrementado notablemente el poder predictivo del modelo, proporcionando mapas de hábitat adecuado más precisos y que reflejan mejor la distribución espacial de la avutarda. Al incluir datos de varias temporadas en los modelos de hábitat se corrigen las imprecisiones derivadas de los cambios interanuales en los recursos que el medio ofrece a la especie. También se ha conseguido reducir así la limitación que implica el uso de un único conjunto de localizaciones en la estima del uso

del espacio (particularmente en el caso de animales como la avutarda, que presentan una elevada capacidad de movimiento).

Para el análisis se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM), que permiten identificar relaciones no lineales entre variables en ausencia de condiciones de normalidad y homocedasticidad. Utilizando sólo unas pocas variables predictoras sencillas de medir, se ha conseguido cumplir el principal objetivo propuesto de obtener un modelo que resultara ser un buen indicador de la densidad de avutardas en el área de estudio durante el período reproductor. La variable dependiente, densidad de avutardas, está autocorrelacionada espacialmente, lo que indica que la densidad de la especie está afectada por la presencia cercana de coespecíficos. Sin embargo, dicha influencia es condicional a la presencia de un hábitat adecuado, indicado por el resto de variables del modelo, que son las que realmente reflejan la calidad del hábitat de una localización determinada. Las variables explicativas seleccionadas por el modelo pueden separarse en tres grupos. El primero, constituido por el valor de índice normalizado de vegetación (NDVI) en marzo, la diferencia en el NDVI de los meses de abril y julio, y la proporción de suelo dedicado al cultivo de secano, identifica la superficie correspondiente a la estepa cerealista dentro del área de estudio. El segundo, en el que se incluyen la densidad de población humana y la distancia a autopistas, refleja el grado de humanización del territorio. Finalmente, el último grupo (coeficientes de variación en el NDVI, interanual o intranual) muestra la constancia del medio en diferentes años o dentro de una misma temporada reproductora. La inclusión de series amplias de datos en los modelos nos ha permitido introducir la predecibilidad temporal de algunas de las variables consideradas, un factor de la selección del hábitat que no suele tenerse en cuenta. Aunque las avutardas seleccionan lugares en los que la variabilidad en la biomasa vegetal durante una misma primavera es menor, prefieren zonas con una mayor variabilidad interanual. La mayor heterogeneidad de los sistemas agrícolas tradicionales no se produce sólo a nivel espacial sino que la rotación de los cultivos propia de una agricultura extensiva supone también una menor homogeneidad a nivel temporal, en comparación con las explotaciones de carácter intensivo. De acuerdo con nuestros modelos, las avutardas en el área de estudio seleccionan preferentemente zonas con cultivos de secano en las que el coeficiente de variación interanual en el índice de vegetación normalizado (NDVI) es más elevado, lo que se interpreta como una preferencia por áreas en las que se mantienen parcelas de menor tamaño y un régimen de “año y vez”, alternando años de cultivo con otros de descanso del terreno, típicos de un régimen agrícola tradicional. De este modo, el coeficiente de variación interanual en el NDVI es un buen predictor de la presencia de la especie y permite discriminar entre zonas que, aún presentando otras variables de interés (baja presión humana, suficiente superficie de secano), no son adecuadas.



La generalización del modelo final a otras áreas es limitada, debido a la capacidad que presenta la avutarda de sobrevivir en una gran variedad de medios esteparios (como demuestra su amplio rango de distribución mundial: Del Hoyo *et al.* 1996) lo que implica también que un modelo de hábitat para la especie en un área concreta no sea fácilmente extrapolable a otras poblaciones fuera de ese ámbito geográfico.

MODELOS DE VIABILIDAD DE POBLACIONES (Capítulos 7 y 8)

Evolución temporal de la estructura espacial de la metapoblación (Capítulo 7)

A partir del modelo de hábitat previamente descrito se definieron unas distancias de vecindad y unos valores umbral de calidad de hábitat que permitieron discriminar los diferentes parches que constituyen la estructura espacial de la metapoblación. Se delimitaron así diez parches diferentes, seis de los cuales contienen una o dos de las poblaciones definidas anteriormente, mientras que los cuatro restantes representan el hábitat adecuado aún sin ocupar por las avutardas.

De acuerdo con la información proporcionada por el CORINE de 1990 y de 2000, de las aproximadamente 69.000ha que han sufrido cambios en los usos del suelo en nuestra área de estudio durante esa década, un 56% han supuesto incrementos en el suelo urbano (incluyendo en la categoría de “urbano” carreteras y tejido industrial). La superficie de cultivos de secano perdida durante este tiempo ha sido de 40.800ha, un 57% de las cuales se ha convertido en suelo urbano, y el 28% y el 15% restantes, han sido abandonadas o han pasado a ser cultivos de regadío, respectivamente. La proximidad de la ciudad de Madrid influye negativamente, al contribuir a la proliferación de nuevas áreas urbanas en detrimento de los cultivos extensivos ancestrales. Esto también queda reflejado en el aumento, prácticamente lineal, que ha experimentado la densidad de población humana durante los últimos diez años en gran parte de los municipios del área de estudio.

Con el modelo de hábitat calculado, a partir de la información de usos de suelo (CORINE de 1990 y de 2000) y de datos sobre la evolución de la población humana en el área de estudio (procedentes del Instituto Nacional de Estadística; INE), se aplicaron unas reglas sencillas de transición que estiman cuál será la pérdida futura de hábitat estepario en el área de estudio (periodo 2006-2040), basadas en la pérdida que tuvo lugar en la década anterior.

La validez del modelo está avalada por la detección de dos zonas ocupadas históricamente por la avutarda, pero que permanecen vacías desde

los años 80, en los términos municipales de Brunete y Moraleja de Enmedio. Aunque la primera de estas zonas sólo queda identificada en el modelo para la década de 1990 (porque posteriormente ha sufrido una degradación por la construcción de edificaciones), la segunda se corresponde con el área que ocupaba un *lek* cuya extinción, de acuerdo con Alonso *et al.* (2003), se debió a la caza, lo que explicaría por qué, a pesar de no contener avutardas desde los años 80, sigue siendo identificada como parche adecuado en el modelo para la década del año 2000 y posteriores.

Los resultados de la evolución temporal de la estructura de la metapoblación muestran una desaparición de hábitat patente en los parches de los términos municipales de Valdetorres de Jarama, Camarma de Esteruelas, Loeches y Campo Real, así como de los de Moraleja de Enmedio, Pinto y Torrejón de Velasco que, de acuerdo con el modelo desarrollado, en 1990 constituían dos unidades espaciales continuas pero que, a partir de la década de 2000, se fragmentan en tres y dos parches separados, respectivamente. La mayor fragmentación futura afectará a los parches situados en Pinto, Torrejón de Velasco y Moraleja de Enmedio que, según las predicciones, verán reducida su superficie total estimada para el año 1990 en cerca de un 50% al alcanzar el año 2040.

Comparación de los resultados obtenidos en los análisis de viabilidad con diferentes programas

Los programas informáticos para la simulación de poblaciones pueden diferir considerablemente en las predicciones de viabilidad para un mismo conjunto de datos porque hacen diferentes asunciones acerca del sistema de estudio. Las mayores diferencias entre los programas más usados para análisis de viabilidad de poblaciones (PVA, de acuerdo con sus siglas en inglés) se deben a que manejan de diferente modo la variación estocástica en la estructura reproductora (Brook *et al.* 1999) o en la denso-dependencia (Mills *et al.* 1996, Henle *et al.* 2004). Por este motivo, es importante conocer cuáles son las repercusiones que tienen la estructura y las asunciones de los modelos en los resultados de persistencia de las poblaciones (Boyce *et al.* 2001).

En los capítulos 7 y 8 de esta Memoria se han desarrollado simulaciones con dos de los programas más extendidos para el PVA. La diferencia más notable entre los programas utilizados en este trabajo se debe a que VORTEX genera modelos basados en individuos ("individual-based models"), mientras que RAMAS-GIS trabaja con modelos a partir de matrices ("matrix-based models"). Brook *et al.* (2000) detectaron que las predicciones hechas por modelos basados en individuos como VORTEX son más pesimistas (oscilando las diferencias entre un 5 y un 24%, dependiendo del taxón utilizado en el



estudio) que aquellas derivadas de modelos matriciales como RAMAS. Esto es debido a la mayor variabilidad que simulan los modelos basados en individuos, porque tienen en consideración la posibilidad de una variación temporal en la proporción de sexos en la población. Los modelos matriciales que incluyen ambos sexos no tienen en cuenta esta variación temporal, y por eso, respecto a los modelos basados en individuos, infraestiman el riesgo de extinción de las poblaciones.

Nuestros modelos para el período 1988-1998 elaborados con VORTEX infraestimaron el tamaño poblacional al fin de la simulación, de acuerdo con la calibración del modelo. Esta infraestima se interpreta como un descenso en la tasa de crecimiento poblacional en los últimos diez años (1998-2006), que fue el período a partir del que fueron estimados los parámetros. Este descenso hizo que las tasas estimadas no fueran representativas de las que debieron tener lugar durante el período previo 1988-1998. Los resultados equivalentes obtenidos a partir de RAMAS sí dieron una buena calibración para el período 1988-1998. La explicación de este buen ajuste es la sobrestima de los efectivos poblacionales en los modelos matriciales como RAMAS, que se ha descrito previamente. Sin embargo, a pesar de esta sobrestima en RAMAS, en nuestros modelos los efectivos finales simulados en VORTEX son superiores a los que se obtienen cuando se utiliza modelos similares en RAMAS (Figura 9.1). Este efecto es, en realidad, producto de un diferente modo de incluir la limitación al crecimiento a partir de la capacidad de carga en ambos programas. Aunque la capacidad de carga para cada población local se fijó en el mismo número de ejemplares en ambos en el modelo básico, a diferencia de VORTEX, que trunca el tamaño de la población eliminando los individuos que superan la capacidad de carga al fin de cada ciclo temporal (Lacy 2000b), RAMAS lo hace antes de que se aplique la estocasticidad ambiental fijada (Akçakaya 2005), de manera que la capacidad de carga establecida en este último programa nunca llega a alcanzarse, situándose el umbral de crecimiento por debajo del máximo permitido por los niveles de capacidad de carga. Cuando utilizamos unas capacidades de carga más elevadas en RAMAS para subsanar este efecto (7.000 ejemplares en cada población local) la sobrestima de los modelos matriciales con respecto a los basados en individuos queda patente, estando la proyección de tamaño poblacional en el modelo matricial por encima del obtenido con VORTEX hasta que se alcanza la saturación y las trayectorias se aproximan (Figura 9.1).

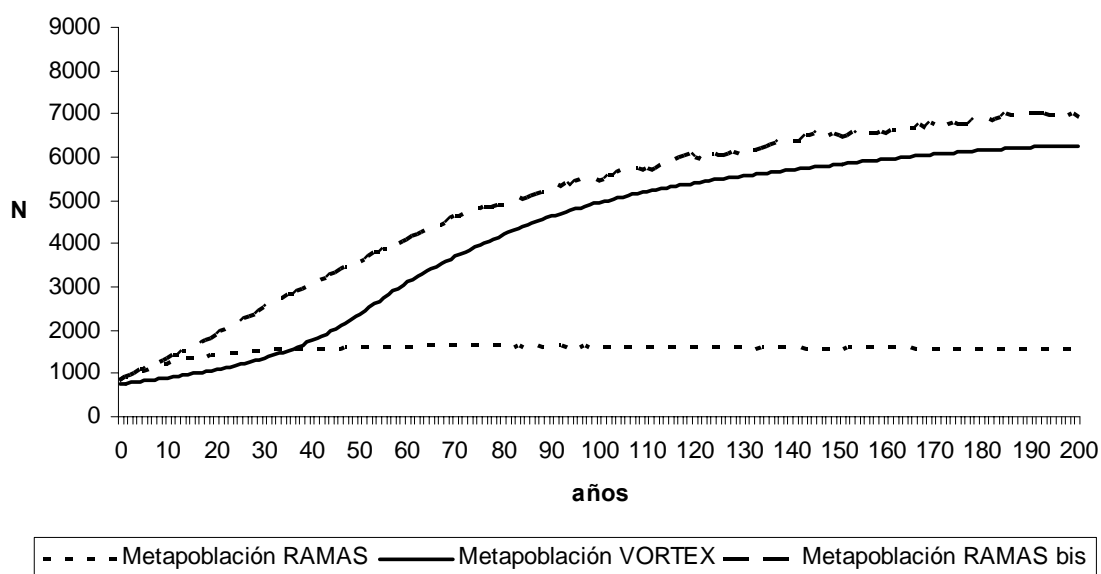


Figura 9.1. Evolución de los efectivos metapoblacionales simulada en RAMAS y VORTEX (tamaño inicial de población el censo en 1988) para los modelos básicos (*Metapoblación RAMAS* y *Metapoblación VORTEX*; ver capítulos 7 y 8) y para un modelo básico en RAMAS en el que la capacidad de carga de cada población local se elevó a 7.000 ejemplares (*Metapoblación RAMAS bis*).

Por otra parte, los análisis de sensibilidad efectuados con estos dos programas, aunque muy similares, también presentan ligeras diferencias. La supervivencia adulta de los machos tiene en VORTEX una importancia menor que la que tiene en RAMAS. VORTEX simula con mayor detalle el grado de poliginia de la avutarda (permitiendo especificar el porcentaje de los machos reproductores) de manera que al simularse un mayor grado de poliginia, se resta importancia a la supervivencia del sexo menos limitante, que es el masculino. Sin embargo, la variabilidad en el número de hembras reproductoras cuando se utiliza VORTEX, tiene un impacto inferior a la variabilidad en la fecundidad medida en RAMAS. Estas diferencias se deben a que VORTEX incluye también como parámetro de entrada el tamaño de familia (que es un factor determinante en la productividad final) de manera que la fecundidad aplicada en RAMAS, es una combinación del porcentaje de hembras reproductoras y el tamaño de familia que requiere VORTEX, presentando el tamaño de familia una importancia relativa mayor en el crecimiento metapoblacional que el número de hembras reproductoras en VORTEX.

No obstante, nuestro objetivo final no fue el comparar los resultados ofrecidos por cada programa, pues Brook *et al.* (2000) ya demostraron que estos y otros paquetes para el cálculo de PVA pueden llegar a ofrecer resultados muy similares entre sí. En este trabajo se pretendió atender más a los aspectos “técnicos” de ambos programas. No se buscó generar modelos idénticos



(partiendo de modelos estandarizados que permitieran una coincidencia perfecta en cuanto a los resultados), sino sacar el máximo partido de las asunciones y opciones que ofrece cada programa para simular, de la mejor manera posible, nuestra metapoblación de estudio.

Los diferentes escenarios simulados con VORTEX y RAMAS-GIS ofrecen resultados relativos, en cuanto a la comparación entre escenarios, altamente coherentes. Pero, al margen del grado de similitud en los resultados, distintos aspectos de índole “técnica” ofrecen diferentes ventajas de utilizar uno u otro programa a la hora de modelar. A continuación se da una breve descripción de las diferencias más notables en el uso de ambos programas que se han encontrado durante la elaboración de los modelos:

Ventajas de VORTEX frente a RAMAS:

- En RAMAS hay limitaciones para importar y exportar datos, de manera que no pueden extraerse los resultados de las simulaciones de forma directa a ficheros utilizables en otros programas (formato “.txt” u otro similar). Del mismo modo, es necesario introducir cada vez que se modifica la matriz de dispersión los nuevos valores a mano, no pudiéndose incorporar desde un archivo previo existente. Esto no sucede con VORTEX, que permite importar la matriz de dispersión desde un fichero con formato de texto, y que también permite exportar los resultados de las simulaciones a ficheros de este mismo tipo.
- Por otra parte, RAMAS no ofrece resultados detallados de cada una de las iteraciones, de manera que ciertos análisis de las simulaciones “a posteriori” no pueden hacerse.
- Además, RAMAS resulta ser mucho menos flexible que VORTEX, que permite incluir de manera relativamente sencilla funciones modificadoras de los diferentes parámetros, incluyendo variables como el año, la capacidad de carga, el tamaño de población, la edad de los individuos, su sexo... en el valor final de las entradas del modelo. RAMAS tampoco permite el cálculo de las tasas demográficas de un sexo basadas en las del otro de manera automática.
- La depresión por endogamia en RAMAS-GIS es más compleja de implementar que en VORTEX y, en caso de que el modelo incluya dos sexos, requiere conocimientos de programación.
- Los efectos de Allee pueden simularse de un modo mucho más flexible en VORTEX, que permite modificar todos los parámetros de la función de densidad-dependencia inversa y visualizar la forma de dicha función de manera automática.

- RAMAS sólo permite ejecutar simultáneamente hasta cinco escenarios (frente al número casi ilimitado que se puede simular en VORTEX).
- Finalmente, RAMAS es un programa comercial, cuya licencia tiene unos costes, mientras que VORTEX es totalmente gratuito.

Ventajas de RAMAS frente a VORTEX:

- Su flexibilidad a la hora de simular diferentes escenarios en los que la capacidad de carga tiene una variación temporal, o en los que existan tendencias en las tasas de dispersión, es considerablemente superior a la que ofrece VORTEX.
- En el caso de poblaciones de gran tamaño, las simulaciones con VORTEX son muy lentas, porque simula todos y cada uno de los individuos existentes en cada población local, mientras que RAMAS, al utilizar matrices, es mucho más ágil en cuanto al tiempo de completar las distintas iteraciones.
- RAMAS también es más versátil a la hora de ofrecer las salidas de los modelos, proporcionando más posibilidades de cuantificar la persistencia de la población, basándose no sólo en tiempos de extinción o en medidas al final de la simulación, sino en probabilidades calculadas a lo largo del conjunto de años simulados, y ofreciendo una visualización de los resultados más eficaz. Además, ofrece de manera directa medidas de riesgos de extinción compatibles con los criterios de categorías de amenaza definidos por la UICN (Akçakaya & Raphael 1998).
- Por otra parte, RAMAS permite incluir de manera facultativa los efectos de la estocasticidad demográfica en el modelo.
- Pero la principal ventaja que ofrece RAMAS-GIS frente a otros programas para la realización de PVA, es la posibilidad de incorporar de un modo explícito la estructura espacial del sistema en la estima de la viabilidad de las poblaciones, sin requerir amplios conocimientos de SIG (Sistemas de Información Geográfica).

Dada la complejidad del comportamiento de la avutarda, nosotros hemos encontrado más útil la aproximación con VORTEX, porque nos ha permitido incluir y explorar aspectos demográficos complejos relacionados directamente con su etología (como el grado de monopolización de las hembras por parte de los machos, la dispersión dependiente del número de ejemplares en la población de destino, la depresión por endogamia), aunque combinándola con el uso de parámetros derivados directamente de modelos espaciales realizados en un SIG (distancia entre pares de poblaciones locales, capacidad de carga de los parches, evolución temporal en la capacidad de carga). Los análisis con ambos programas han resultado, sin embargo, complementarios, permitiendo



VORTEX centrarse más en aspectos relativos a los riesgos de extinción que amenazan especialmente a las poblaciones de tamaño más pequeño (Lacy 2000a) y RAMAS en aquellos que tienen que ver con la desaparición del hábitat (Akçakaya 2005).

Comportamiento de la metapoblación simulada

Los resultados obtenidos con RAMAS y con VORTEX son muy similares y resultan coherentes con el comportamiento del sistema real, de acuerdo con las validaciones a través de la comparación de series de tamaños de población y productividad durante diez años con los efectivos poblacionales simulados.

Las predicciones muestran que la metapoblación es viable bajo las condiciones actuales, dando riesgos de extinción en 100 años nulos, incluso bajo el escenario más pesimista de hábitat limitante. Sin embargo, debido a las incertidumbres asociadas a las estimas, los modelos de viabilidad no deben considerarse como predicciones absolutas acerca de riesgos de extinción, sino que deben interpretarse en términos relativos, comparando distintos modelos que representen diferentes hipótesis o asunciones (Akçakaya & Raphael 1998, Coulson *et al.* 2001, McCarthy *et al.* 2001, Ellner *et al.* 2002). Las principales imprecisiones e incertidumbres presentes en los parámetros y estructura de nuestros modelos se refieren, fundamentalmente, a los valores absolutos de productividad y de tasas de dispersión entre pares de poblaciones locales, así como a la asunción de un sistema metapoblacional cerrado. Debido a estas incertidumbres, hay que ser cautos a la hora de hacer proyecciones sobre tamaños poblacionales con un amplio horizonte temporal.

Se ensayaron varios escenarios con distintas tasas de emigración, con el fin de calibrar los modelos. Los mejores ajustes a los datos observados corresponden a simulaciones con tasas de dispersión elevadas desde poblaciones con fecundidades bajas. En estos modelos las tasas de inmigración son altas en poblaciones locales que presentan bajas productividades, de manera que, mientras que las poblaciones de los términos de Valdetorres de Jarama, Camarma de Esteruelas, Campo Real y Aranjuez son, fundamentalmente, receptoras de dispersantes, las de Fuentidueña de Tajo, Estremera de Tajo, Pinto y Torrejón de Velasco son, sobre todo, fuente de emigrantes. Por esta razón, de acuerdo con los modelos, son las poblaciones con fecundidades más altas las que tienen un mayor impacto sobre la demografía de la metapoblación, teniendo su desaparición un efecto más importante sobre la persistencia de la metapoblación en conjunto.

Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad destaca la importancia que tiene la supervivencia adulta en la persistencia de la metapoblación, a pesar de la mayor variabilidad natural existente en la tasa de supervivencia juvenil. Esta menor varianza en la supervivencia adulta refleja la reducción, por selección natural, que tiene lugar en la variabilidad de las tasas demográficas que son más sensibles (Saether & Bakke 2000; capítulo 5).

La variabilidad superior, y por tanto la mayor dependencia de las condiciones ambientales existente tanto en el número de hembras que se reproducen como en la supervivencia juvenil después de la emancipación, puede ser de utilidad en la conservación, realizando un manejo del hábitat que contribuya a aumentar estas tasas. Por otra parte, resultará prioritario para la supervivencia de la especie controlar los factores artificiales de mortalidad que inciden sobre los ejemplares adultos, para que la mortalidad en este sector de la población no se incremente por encima de la variabilidad natural existente.

Debido al sistema poligínico que presenta la avutarda en el área de estudio, la mortalidad femenina tiene una repercusión más importante que la masculina en la tasa de crecimiento poblacional, lo que también debe tenerse en cuenta a la hora de tomar decisiones sobre la gestión de las poblaciones.

Principales factores que afectan a la persistencia de las poblaciones

Los factores identificados en la literatura como más influyentes en la persistencia de las poblaciones de aves son, fundamentalmente, causas de mortalidad artificial y restricciones en la calidad del hábitat disponible (Collar *et al.* 1994, Owens & Bennett 2000). Estos factores son también los que presentan un impacto mayor en el crecimiento de la metapoblación de estudio, de acuerdo con nuestros modelos.

Pérdida de hábitat

La disponibilidad de hábitat simulada es el segundo factor más importante en la determinación de la probabilidad de persistencia futura de la metapoblación (después de la mortalidad artificial producida por la colisión contra líneas eléctricas). La pérdida de hábitat conlleva una disminución de la capacidad de carga y un aumento en el grado de aislamiento de las poblaciones ocupadas en la actualidad, con el consiguiente efecto demográfico negativo pero, además, implica una reducción permanente en la capacidad de carga global del sistema, por lo que limita las posibilidades de colonización y de



crecimiento de las poblaciones.

Factores artificiales de mortalidad

- Colisiones contra líneas eléctricas

La colisión contra líneas eléctricas representa la principal causa de mortalidad de la especie en la Comunidad de Madrid y áreas adyacentes. La muerte debida a tendidos afecta fundamentalmente a la fracción adulta de la población, que es la más importante en cuanto a persistencia de la metapoblación de acuerdo con los análisis de sensibilidad.

- Efecto de la caza

Según los resultados obtenidos en las simulaciones la caza legal de hembras no debería iniciarse en ningún caso en un plazo corto-medio de tiempo, debido a los claros efectos negativos que produce en las tasas de crecimiento poblacionales. La extracción selectiva de una pequeña fracción de machos adultos presentes en cada población local no tendría unas elevadas repercusiones a nivel demográfico, de acuerdo con los modelos, siempre y cuando el escenario futuro presentara condiciones similares a las actuales (situación altamente improbable, si recordamos la tendencia a la pérdida de hábitat dentro del sistema y al incremento de la incidencia de factores artificiales de mortalidad). Sin embargo, la mortalidad masculina por caza sí que tendría consecuencias a nivel genético, acentuando aún más los sesgos en la proporción de sexos ya existentes en el área de estudio e incrementando los niveles de endogamia de las poblaciones. Por otra parte, dicha extracción sólo podría realizarse en las poblaciones de mayor tamaño (las más pequeñas como *Pinto-Torrejón* y *Fuentidueña-Estremera* sólo tienen 60 y 30 machos, respectivamente) y son precisamente estas poblaciones locales de mayor tamaño (*Valdetorres*, *Daganzo-Camarma*, *Campo Real*) las que presentan tasas de crecimiento cercanas o inferiores al equilibrio, así como las desviaciones mayores en la razón de sexos. Finalmente, las molestias que la caza provocaría en el resto de los integrantes de la población (hembras y jóvenes) junto con posibles errores en la identificación del sexo del ejemplar (si la muerte tiene lugar fuera del período de cortejo) no hacen recomendable la reanudación de la caza de la especie (al menos hasta garantizar que la pérdida de hábitat y otros factores de mortalidad artificial estén controlados, y que la variabilidad genética existente en la actualidad es suficiente para mantener una población saludable en términos adaptativos).

La atracción coespecífica y la dispersión

Conforme a la calibración del modelo, la hipótesis de dispersión que ofrece resultados más acordes con los tamaños de población observados es la que incluye atracción coespecífica y un efecto de la distancia geográfica, así como la que asigna unas probabilidades de dispersión más elevadas desde las poblaciones que se encuentran fuera de la IBA nº74.

A pesar de que el efecto de la atracción coespecífica reduce enormemente las capacidades colonizadoras de la especie, a medida que el número de ejemplares vaya aumentando y la metapoblación se aproxime a su capacidad de carga (siempre y cuando los niveles de mortalidad artificial existentes y el hábitat disponible sigan permitiendo un crecimiento positivo de las poblaciones), es esperable que la aparición de efectos negativos, como consecuencia de las altas densidades en las poblaciones locales, conduzca a la colonización de áreas que actualmente permanecen vacías. La ocupación de nuevas zonas incrementaría considerablemente las probabilidades de persistencia futura de la metapoblación de acuerdo con las simulaciones.

Otros factores determinantes en la supervivencia de la metapoblación

Junto con los factores principales antes descritos, hay otros que interactúan con ellos en la determinación de la supervivencia a largo plazo de la metapoblación.

- Efectos de Allee

La atracción coespecífica observada apunta a la existencia de elevados costes para la especie cuando los tamaños de población son pequeños. Estos costes podrían implicar una fecundidad reducida cuando las densidades poblacionales son bajas (efectos de Allee; Alle 1949). La fragmentación del hábitat que actualmente sufre nuestra área de estudio puede conducir a la subdivisión de las poblaciones locales originales, dando lugar a grupos pequeños de individuos que vean comprometida su supervivencia como consecuencia de estos efectos de densidad-dependencia inversa. Dichos efectos también pueden producirse en las poblaciones de menor tamaño del sistema, como consecuencia de descensos en sus tamaños poblacionales, debido a la aparición de la estocasticidad demográfica.



- Reducción de la variabilidad genética

El tamaño global de la metapoblación (1.604 individuos mayores de un año en la primavera de 2006) puede hacer pensar que la endogamia no es un problema en nuestro sistema. Sin embargo, aunque la especie presenta una elevada capacidad de desplazamiento (Martín 2001, Palacín 2007), existen restricciones espaciales (fragmentación y aislamiento) y comportamentales (filopatría de las hembras y atracción coespecífica) al establecimiento de individuos en poblaciones alejadas de la natal (Martín *et al.* 2008). Estos factores conducen a pérdidas de variabilidad genética que resultan más notorias en las poblaciones de menor tamaño. Por otra parte, las elevadas mortalidades a las que están sometidos los individuos del sexo masculino, junto con el sesgo en el éxito reproductor entre los machos en el área de estudio (Magaña 2007), contribuyen a disminuir el número de machos que se reproducen, y por consiguiente el tamaño efectivo de la metapoblación, reduciendo también la variabilidad genética potencial del sistema.

Las recomendaciones para garantizar la persistencia futura de una población hablan de retener alrededor del 95% de la heterocigosidad inicial durante un período de 100 años, de manera que una acumulación del 5-10% de consanguinidad durante 100-200 años en un contexto de PVA parece una estima razonable de la mayor pérdida de heterocigosidad aceptable (Allendorf & Ryman 2002). La pérdida de variabilidad genética simulada en nuestro sistema no alcanza, después de 100 años, el 5% de la variabilidad de partida. No obstante, hay que tener en cuenta que la variabilidad genética inicial de los modelos se ha sobrevalorado, ya que se asume, al inicio de la simulación, que ningún individuo está emparentado. Sin embargo, las avutardas del área de estudio se han recuperado de un considerable descenso demográfico previo a la prohibición de su caza en el año 1980 (Palacín 2007), que debió reducir notablemente la variabilidad genética original existente en estas poblaciones. Además, existe una segunda causa de subestima del efecto de la endogamia simulada, porque los modelos asumen que la depresión por endogamia sólo afecta a la supervivencia juvenil, a pesar de que puede repercutir también negativamente en otras tasas demográficas, como el tamaño de puesta o la supervivencia adulta, de acuerdo con la evidencia empírica existente (Allendorf & Ryman 2002).

Por otra parte, existe una fuente de riqueza genética que no se ha tenido en cuenta en los modelos ya que, por simplificación, se ha asumido un sistema cerrado, a pesar de que debe de existir una entrada, de magnitud desconocida, de ejemplares desde poblaciones cercanas externas a la metapoblación.

CONCLUSIONES FINALES

A pesar de que todas las aproximaciones para el análisis de viabilidad de poblaciones tienen sus limitaciones, los PVA son el mejor método para unir la biología de la conservación y la gestión (Brook *et al.* 2002), de manera que la existencia de dichas limitaciones no los invalida. Aunque los resultados de un modelo son más precisos cuanto más se asemejan al sistema real que el modelo pretende representar, los modelos son sólo simplificaciones de la naturaleza que nos ayudan a entender mejor “cómo funciona todo” (Grant 1986).

El tamaño actual de la metapoblación no es suficiente, por sí solo, para garantizar la viabilidad a largo plazo de la especie en el área de estudio. Aunque la tasa de crecimiento presente de la metapoblación sea positiva, y los efectivos actuales relativamente elevados, no significa que esta tendencia vaya a mantenerse así en el futuro. Por un lado, la metapoblación ha visto mermada su capacidad de crecimiento durante los últimos diez años (si se contrasta con el aumento poblacional observado entre 1988 y 1997). El aumento de la densidad de individuos en las poblaciones de mayor tamaño, la disminución del hábitat disponible, y un incremento en la mortalidad de origen artificial (como muestra el mayor sesgo en la proporción de sexos existente en la actualidad en relación al medido en los años 80), deben ser los responsables de esta inhibición en la tasa de crecimiento experimentada por la metapoblación. Por otra parte, la tendencia a la desaparición y degradación del hábitat y la elevada mortalidad adulta observadas, posiblemente se mantendrán, o incluso se verán aumentadas, en los próximos años.

Todos los factores de amenaza evaluados uno a uno en nuestros modelos están afectando de forma simultánea a las poblaciones, de manera que las perspectivas futuras esperables serán fruto de una combinación de todos los escenarios (denso-dependencia directa e inversa, depresión por endogamia, atracción coespecífica, pérdida de hábitat) y por tanto, conducirán a una situación real más pesimista que las aquí simuladas. No obstante, la tendencia actual es positiva, y el número de ejemplares de la especie que aún residen en Madrid y alrededores es lo suficientemente grande como para garantizar la supervivencia de sus poblaciones en el futuro, siempre que la pérdida de hábitat y la mortalidad artificial experimentada en el sistema sean frenadas a tiempo.

Los modelos muestran que la baja capacidad colonizadora de la especie representa una desventaja en la situación actual, restando probabilidades de persistencia a sus poblaciones, ya que una recolonización de zonas ocupadas en el pasado, o de otras nuevas, contribuiría a un incremento de la tasa de crecimiento global de la metapoblación. Estas limitaciones a la ampliación del



área de distribución regional hacen aún más importante el mantener las poblaciones locales actuales, garantizando la conservación del hábitat que ocupan. Esto es especialmente importante en el caso de las poblaciones locales de menor tamaño, que están sujetas a riesgos de extinción mayores (debido a efectos denso-dependientes y a la estocasticidad ambiental y demográfica), por lo que es en ellas donde deben hacerse los mayores esfuerzos de conservación, para evitar que sus efectivos descendan por debajo de un umbral crítico del que después sea difícil recuperarlas.

El patrón de crecimiento poblacional, con escasa expansión espacial, es fruto de la atracción coespecífica, que provoca que permanezcan zonas vacías a pesar de que las densidades actuales parecen ser ya lo suficientemente elevadas como para provocar una disminución en la tasa de crecimiento de determinadas poblaciones locales. La tendencia a la concentración en áreas con presencia previa de coespecíficos tiene un sentido evolutivo (Stephens & Sutherland 1999) ya que facilita la identificación de los lugares con hábitat de mayor calidad a los jóvenes dispersantes (Smith *et al.* 1990, Reed *et al.* 1993, Stamps 2001, Osborne 2005) así como el correcto funcionamiento de los mecanismos de selección sexual que tienen lugar en la especie. Sin embargo, este patrón puede convertirse en un problema en un medio fragmentado, en el que la expansión hacia áreas periféricas de hábitat adecuado no es posible por la desaparición de dicho hábitat, y la colonización de otras zonas con hábitat óptimo con las que no existe una continuidad espacial está limitada por restricciones etológicas de la especie. Este comportamiento termina traducándose en un gregarismo más allá de densidades óptimas para el crecimiento de la población (como parece estar ocurriendo en la población de *Valdetorres-Talamanca*). No obstante, los resultados de nuestro estudio apuntan a que todavía no se habría alcanzado la saturación del hábitat a nivel global dentro del sistema, por lo que, a medida que las densidades poblacionales continúen incrementándose, es esperable que tengan lugar verdaderos procesos de colonización.

Aunque en el momento actual la metapoblación no debería presentar problemas de endogamia (dada su tasa de crecimiento y el número de ejemplares con que cuenta), aspectos del ciclo vital de la especie, combinados con los procesos de degradación del medio y con la recuperación de recientes descensos poblacionales, convierten a las avutardas madrileñas en altamente sensibles a los procesos de estocasticidad genética. En la actualidad sólo existe información acerca de la variabilidad genética presente en el ADN mitocondrial de las avutardas de la metapoblación (Martín *et al.* 2002) pero se desconoce el grado de heterocigosidad presente a nivel nuclear. La reducción del número de ejemplares observada en otras poblaciones españolas, fruto de una intensa presión por caza previa a su definitiva prohibición en 1980, también debió disminuir considerablemente las poblaciones existentes en nuestra área de estudio. La magnitud de la pérdida de variabilidad genética como consecuencia

de estas reducciones, y por tanto el grado de heterocigosidad existente en la población después de la prohibición de su caza, es desconocida.

RECOMENDACIONES DE GESTIÓN DERIVADAS DEL TRABAJO

Estado de conservación

La categoría de amenaza ofrece una evaluación de la probabilidad de extinción en las circunstancias actuales. La tendencia positiva que presentan las poblaciones de avutarda a día de hoy, no sólo a nivel regional sino también nacional (Palacín 2007, Palacín & Alonso *en prensa*), ha generado que desde diversos colectivos se haya reclamado la necesidad de sacar la especie de la categoría de amenaza que actualmente ostenta, e incluso reanudar su caza. En la Comunidad de Madrid la avutarda está clasificada como "especie sensible a la alteración de su hábitat" (Catálogo Regional de Especies Protegidas, de acuerdo con la transposición de la Directiva 79/409/CEE). Esta clasificación está totalmente justificada a la vista de la evolución temporal que su hábitat ha sufrido y esta sufriendo en los últimos años, estando dicho hábitat particularmente amenazado y en regresión.

Medidas recomendadas

Los procesos de evaluación del riesgo de extinción y la definición de prioridades de conservación son dos ejercicios diferentes pero relacionados (UICN, 2003). Los resultados obtenidos en nuestros análisis de viabilidad nos permiten identificar los factores más sensibles en la conservación de la avutarda en la Comunidad de Madrid. Estos factores son dos (ya descritos previamente) y que, por orden de prioridad en cuanto a la conservación de la avutarda, son la pérdida de hábitat y la mortalidad artificial adulta. A pesar de que el impacto de la mortalidad adulta es superior al producido por un hábitat limitante, de acuerdo con los modelos desarrollados, la principal amenaza a la que se enfrenta la especie en la actualidad es a la desaparición y la degradación de su medio. La gestión de la avutarda en la Comunidad de Madrid debería por tanto centrarse en estos dos pilares fundamentales:

- Por un lado, garantizar la preservación del hábitat, haciéndose imprescindible el mantenimiento de las áreas actualmente ocupadas, así como necesario el mantenimiento de hábitat potencial de calidad que permita una expansión futura de la especie.
- En segundo lugar, reducir la mortalidad adulta provocada por causas artificiales (con especial atención al sexo femenino) y mantenerla a unos niveles compensables por las actuales tasas de nacimiento.



Para conseguir estos objetivos prioritarios, se recomiendan las siguientes medidas de gestión:

► Medidas relativas a la conservación directa del hábitat:

En general, deberían hacerse efectivas las figuras de protección del espacio que existen en la actualidad (de acuerdo con el artículo 6 de la Directiva Hábitats 92/43/CEE) y aplicar las medidas pertinentes para la conservación de la avutarda en aquellas zonas en las que dichas figuras no existan. (en virtud del artículo 4 de la Directiva Aves 79/409/CEE). Por otra parte, deberían redactarse y aprobarse los correspondientes Planes de Ordenación de los Recursos Naturales (PORN) y Planes Rectores de Uso y Gestión (PRUG) en los espacios protegidos que actualmente carecen de ellos (todos los implicados, a excepción del Parque Regional del Sureste, que sí que cuenta ya con su correspondiente PORN, aunque el PRUG esté aún en elaboración).

En particular, se recomienda:

- Prohibición de la construcción de edificaciones de pequeña entidad y vallados en áreas dedicadas al cultivo extensivo de secano (porque fragmentan el hábitat y además representan un riesgo de colisión), de manera que se impida la realización de afecciones que reduzcan o degraden el hábitat potencial para la especie.
- Mantenimiento del uso agrícola de dicho medio, y prohibición de su transformación en suelo urbano o industrial, así como limitación a un crecimiento urbano desmesurado.
- Planificación adecuada del desarrollo de nuevas carreteras (u otras infraestructuras) para que no atraviesen zonas importantes para la especie.
- Mantenimiento de las prácticas agrícolas tradicionales: cultivos extensivos de secano; régimen de cultivos de “año y vez”.

► Medidas de manejo del hábitat para incrementar su “capacidad de carga”:

- Mejorar la calidad del hábitat actualmente ocupado mediante la sensibilización pública (especialmente entre los agricultores) así como con la subvención de medidas agroambientales que favorezcan a esta y otras especies de esteparias. Estas medidas deberán ir encaminadas a ofrecer alimento de calidad, pero también lugares de refugio, especialmente para las hembras y sus pollos en la época de cría. Estudios actualmente en curso en el área de trabajo corroboran la importancia que los cultivos de leguminosas tienen para esta especie, siendo positivamente seleccionados por su alto valor nutritivo (que

proporciona la planta y los invertebrados que lleva asociados). El mantenimiento de barbechos tradicionales así como de bordes entre parcelas (que representan áreas sin labores agrícolas en las que prolifera la vegetación y se desarrollan los insectos) supone una fuente de alimento no sólo para la avutarda, sino también para otras especies de aves esteparias que conviven con ella en el área de estudio. Esta mejora de la calidad del hábitat favorecerá, especialmente, a los pollos durante etapas tempranas del desarrollo, contribuyendo a incrementar los índices de productividad, que son el parámetro demográfico con mayor variabilidad interanual y por tanto más susceptible de sufrir la estocasticidad ambiental que experimenta el medio.

► Medidas relativas a la reducción de la mortalidad artificial:

- Eliminación de líneas eléctricas que atraviesen áreas reproductoras, zonas de agregación invernal o estival, y áreas de cría. La medida ideal sería el enterramiento de la línea, o en su defecto su desviación. En el caso de que estas dos posibilidades no sean técnicamente viables se podrá recurrir a la señalización mediante espirales salva-pájaros, pero sólo como medida de mitigación que tan sólo reduce la mortalidad existente (Alonso *et al.* 1994; datos propios dentro del área de estudio). Por otro lado, es fundamental la labor de identificación de “puntos negros” con alto número de accidentes de colisión para priorizar los lugares de actuación de las medidas descritas. Dicha labor se está llevando a cabo en estos momentos por el equipo de trabajo en algunas líneas de la Comunidad de Madrid.
- Planificación de los futuros trazados de líneas eléctricas para que discurran por “pasillos” que representen hábitat ya degradado y un menor riesgo de colisión.
- Adecuar la planificación de las labores agrícolas a la fenología de la especie, para que no repercutan de manera negativa en momentos clave del ciclo vital en los que se acumula la mayor proporción de la mortalidad adulta: durante el cortejo y, particularmente, en la época de cría, en la que tanto las hembras nidificantes o con pollos como sus crías son muy vulnerables.
- Minimizar otras molestias de origen humano (como la caza, el tránsito a pie o los perros sueltos), especialmente también durante la época de cría y cortejo.
- Incrementar el control de la caza furtiva mediante una mayor vigilancia de las áreas reproductoras y de cría.
- Control de depredadores (zorros y córvidos, fundamentalmente) en zonas en las que, a causa de la degradación del medio, sus poblaciones representen una amenaza notable para la supervivencia



de los huevos o los pollos. También se aconseja un control de los perros domésticos o asilvestrados (especialmente los perros utilizados en labores de pastoreo) durante la época de nidificación y desarrollo temprano de los pollos.

Todas estas recomendaciones están en consonancia con las medidas propuestas para la conservación de la especie a nivel nacional (Palacín *et al.* 2004).

Por último, no debemos olvidar que la movilidad elevada que presenta la avutarda hace necesario que su conservación se vea integrada en un ámbito geográfico más amplio que el que atañe exclusivamente a este estudio, y que supera los límites de la Comunidad de Madrid. Muchos de los ejemplares que eligen nuestra área de trabajo para reproducirse pasan otras épocas del año en lugares muy alejados (Soria, Gallocanta, Toledo... Martín 2001, Palacín 2007). Una ausencia de coordinación con otras administraciones, así como la falta de una visión global en la conservación del medio que la especie utiliza, serían claramente insuficientes para una adecuada estrategia de gestión.

Para finalizar, se recomienda en un futuro la realización de nuevas investigaciones científicas que contribuyan a arrojar luz sobre aspectos fundamentales para la conservación y todavía desconocidos de las poblaciones:

- Estudios genéticos (análisis de microsatélites de ADN nuclear) para determinar la heterocigosidad presente en las poblaciones y las posibles tasas de inmigración desde poblaciones externas al área de estudio.
- Estudios científicos que avalen cuáles son las medidas agroambientales más idóneas para fomentar una mejora de la calidad del hábitat para esta y otras especies de esteparias en el área de estudio
- Estudios de puntos negros de colisión contra líneas eléctricas

BIBLIOGRAFÍA

- Akçakaya, H. R. & Raphael, M. G. 1998. Assessing Human Impact Despite Uncertainty: Viability of the Northern Spotted Owl Metapopulation in the Northwestern U. S. *Biodiversity and Conservation* 7: 875-894.
- Akçakaya, H. R. 2005. *RAMAS GIS: Linking Spatial Data with Population Viability Analysis (version 5.0)*. Applied Biomathematics. Setauket. Nueva York.
- Allee, W. C. [et al.]. 1949. *Principles of Animal Ecology*, Saunders. Filadelfia.
- Allendorf, F. W. & Ryman, N. 2002. The Role of Genetics in Population Viability Analysis. En: Beissinger, S. R. & McCullough, D. R. (eds.). *Population Viability Analysis*: 50-85. University of Chicago Press. Chicago.
- Alonso, J. C. & Alonso, J. A. 1990 (eds.). *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda (Otis tarda) en tres regiones española*: 86-98. ICONA. Madrid.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A. & Muñoz-Pulido, R. 1994. Mitigation of bird collisions with transmission lines through groundwire marking. *Biol. Conserv.* 67: 129-134.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2003. Distribution, size and recent trends of the great bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola* 50 (1): 21-29.
- Alonso, J.C., C.A. Martín, J.A. Alonso, C. Palacín, M. Magaña & S.J. Lane. 2004. Distribution dynamics of a great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiversity and Conservation* 13: 1659-1674.
- BirdLife International. 2004b. *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. BirdLife Conservation Series 12. Cambridge.
- Boyce, M. S., Blanchard, B. M., Knight, R. R. & Servheen, C. 2001. *Population Viability for Grizzly Bears: A Critical Review*. International Association of Bear Research and Management. Monograph Series 4.
- Boyce, M. S., Vernier, P. R., Nielsen, S. E. & Schmiegelow, F. K. A. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157: 281-300.



- Brook, B. W., Cannon, J. R., Lacy, R. C., Mirande, C. & Frankham, R. 1999. Comparison of the population viability analysis packages GAPPS, INMAT, RAMAS and VORTEX for the whooping crane (*Grus Americana*). *Animal Conservation* 2 23-31.
- Brook, B. W., M. A. Burgman, & R. Frankham. 2000. Differences and congruencies between PVA packages: the importance of sex ratio for predictions of extinction risk. *Conservation Ecology* 4(1): 6 [online].
- Brook, B. W., Burgman, M. A. & Akçakaya, H. R. 2002. Critiques of PVA Ask the Wrong Questions: Throwing the Heuristic Baby Out with the Numerical Bath Water. *Conservation Biology* 16 (1): 262-263.
- Coulson, T., Mace, G., Hudson, E. & Possingham, H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *TREE* 16(5): 219-221.
- Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. 1996. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 3. Lynx. Barcelona.
- Domínguez, L. & Vigal, C.R. 1982. Sobre la situación actual de la avutarda (*Otis tarda*) en la provincia de Madrid. *II Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados*: 153-157. Cáceres.
- Ellner, S., Fieberg, J., Ludwig, D. & Wilcox, C. 2002. Precision of Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 16 (1): 258-261.
- Frankham, R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10: 1500-1508.
- Grant, W. E. 1986. *Systems análisis and simulation in wildlife and fisheries science*. John Wiley, New York. Nueva York.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- Henle, K., Sarre, S. & Wiegand, K. 2004. The role of density regulation in extinction processes and population viability analysis. *Biod. Cons.* 13: 9-52.
- Höglund, J. & Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press, Princeton.
- Lacy, R.C. 2000a. Considering threats to the viability of small populations. *Ecological Bulletins* 48: 39-51.

- Lacy, R.C. 2000b. Structure of the VORTEX simulation model for population viability analysis. *Ecological Bulletins* 48:191-203.
- Lane, S. J.; Alonso, J. C. & Martín, C. A. 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology* 38: 193-203.
- McCarthy, M.A., Possingham, H. P., Day, J. R. & Tyre, A. J. 2001. Testing the Accuracy of Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 15(4): 1030-1038.
- Magaña, M. 2007. *Comportamiento reproductivo de la Avutarda Común*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Pitra, C. & Lieckfeldt, D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. *Proceedings Royal Society London B* 269: 119-125.
- Martín, C.A., J.C. Alonso, J.A. Alonso, C. Palacín, M. Magaña & Martín, B. 2007. Sex-biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *Journal of Avian Biology* 38: 335-346.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J.A., Palacín, C., Magaña, M. & Martín, B. 2008. Natal dispersal in great bustards: the effect of sex, spatial isolation and social attraction *Journal of Animal Ecology* 77: 326-334.
- Mills, S., Hayes, S. G., Baldwin, C., Wisdom, M. J., Citta, J., Mattson, D. J. & Murphy, K. 1996. Factors Leading to Different Viability Predictions for a Grizzly Bear Data Set. *Conservation Biology* 10 (3): 863-873.
- Osborne, P. E.; Alonso, J. C. & Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use by great bustards in central Spain using GIS and remote sensing. *Journal of Applied Ecology* 38: 458-471.
- Osborne, P. E. 2005. Using GIS, remote sensing and modern statistics to study steppe birds at large spatial scales: a short review essay. En: Bota, G., Morales, M.B., Mañosa, S. & Camprodon, J. (eds.). *Ecology and conservation of steppe-land birds*. Lynx Ediciones & Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Barcelona.
- Palacín, C., Alonso, J.C., Martín, C.A., Alonso, J.A., Magaña, M. & Martín, M. 2004. Avutarda Común (*Otis tarda*). En: Madroño, A., González, C. & Atienza, J.C. (eds.). *Libro Rojo de las Aves de España*: 209-213. SEO/BirdLife-



Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.

Palacín, C. 2007. *Comportamiento migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.

Palacín, C. & Alonso, J.C. En prensa. An updated estimate of the world status and population trends of the great bustard *Otis tarda*. *Ardeola*

Reed, M.J. & Dobson, A.P. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *TREE*, 8: 253-256.

RENATUR. 1982. Censo Nacional de Avutardas. ICONA.

Saether, B. E. & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81(3): 642-653.

Smith, A.T. & Peacock, M.M. 1990. Conspecific attraction and the determination of metapopulation colonization rates. *Conservation Biology* 4: 320-323.

Stamps, J.A. (2001). Habitat selection by dispersers: interacting proximate and ultimate approaches. En: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds). *Dispersal*: 230-242. Oxford University Press. Nueva York.

Stephens, P. A. & Sutherland, W. J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *TREE* 14(10): 401-405.

UICN. 2001. *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. ii+33. UICN, Gland-Cambridge.

UICN. 2003. *Directrices para emplear los criterios de la Lista Roja de la UICN a nivel regional: Versión 3.0*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. ii+26. UICN, Gland-Cambridge.

Viada, C. (ed.). 1998. *Áreas Importantes para las Aves en España*. 2ª edición revisada y ampliada. Monografía nº 5. SEO/BirdLife. Madrid.